MORPHOGENETISCHE STUDIEN.

ALS BEITRAG ZUR METHODOLOGIE ZOOLOGISCHER FORSCHUNG.

VON

TAD. GARBOWSKI.

MIT SECHS CHROMOLITHOGRAPHISCHEN TAFELN.

JENA.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1903.

— Man will stets in Definitionen einzwängen, starr machen dasjenige, was seiner Natur nach keinen Bestimmungen unterworfen ist, fortschreitet, lebt . . .

Nach Adam Mickiewicz.

— Die Wissenschaft besteht nicht aus Thatsachen, sondern aus Schlussfolgerungen . . .

Nach Claude Bernard.

— Gedacht hat die Natur und sinnt beständig; aber nicht als Mensch, sondern als Natur; jedem erscheint sie in einer eigenen Gestalt.

Nach J. Wolfgang Goethe.

— Eine negative Thatsache verringert die Zahl der möglichen Hypothesen und dadurch die Möglichkeit eines Irrtums in weiteren Forschungen.

Nach Santjago Ramón y Cajal.

Seinem Lehrer und Meister

Carl Claus

wollte der Verfasser die in dieser Schrift entwickelten Anschauungen und Gedanken dedizieren. Durch eine nötig gewordene Verzögerung der Herausgabe wurde dieses Vorhaben vereitelt. Claus ist vor drei Jahren verschieden. Er war gespannt darauf, zu erfahren, wie die vorliegende Schrift in den Fachkreisen aufgenommen werden wird. Er hat nicht alles gebilligt, was ich vorbringe, und auch in Bezug auf dasjenige, was zugleich seine eigene Überzeugung war, hat er mich versichert, dass ich mich schlecht bedienen werde, wenn ich mit gewissen, allzu selbstbewussten Äusserungen über die herrschenden Dogmen der Morphogenie mitten in der allgemeinen Hörigkeit nicht zurückhalten werde. Er hat sogar versprochen, mich in Schutz zu nehmen, wenn sich die Folgen für mich zu ungünstig gestalten sollten. — Obwohl ich nun auf keinen autoritativen Schutz mehr hoffen kann, halte ich dennoch mit der Veröffentlichung meiner Ergebnisse nicht zurück.

So oft sich Claus nach den „Morphogenetischen Studien" erkundigte, pflegte er von meiner „revolutionären" Arbeit zu sprechen. Jedoch so revolutionär, wie sie ihm vorgekommen, ist diese Publikation thatsächlich nicht. Sie lässt zwar nichts von einer dogmatischen Hörigkeit merken, sie wendet sich diametral gegen die anerkanntesten Hypothesen, denen der Fortgang zoologischer Untersuchungen im grossen und ganzen noch immer zugeordnet ist, vor allem gegen die sogenannte Gastraeatheorie Ernst Haeckels und gegen dessen gastraeale Phylogenie, gegen die Lehre von der Homologie der Keimblätter u. dgl. — sie kommt aber nicht mehr so ganz unvermittelt, wie dies vielleicht noch vor wenigen Jahren der Fall gewesen wäre. Es steht ausser Zweifel, dass die morphologische Forschung die Bahnen noch nicht verlassen hat, welche ihr der descendentale Gedanke und dessen beide bedeutendsten Propagatoren, Ernst Haeckel und Carl Gegenbaur, vorausbestimmt haben. Haeckel, mit seiner Gastraea-Hypothese, hat noch immer die meisten Zoologen, sogar die modernsten, an seiner Seite. Einer der hervorragendsten von ihnen — Wilhelm Roux — „liest heute mit Staunen, welchen Angriffen diese Lehre damals, als sie noch neu war, begegnete und was für absonderliche und unverständliche Einwendungen gegen sie erhoben worden sind". Über das mittlere Keimblatt, das Mesoderm, schreibt ein berufener Embryologe eine besondere „Theorie". An der Coelomlehre wird so streng festgehalten, dass ihr zuliebe so manche Tierform, deren Organisation keine Spur von einer Coelomhöhle aufweist, aus theoretischen Gründen als „coelomat" erklärt wird. Anderseits kann von niemandem bestritten werden, dass die Zahl der Unzufriedenen wächst, dass sich die Stimmen einzelner Forscher

mehren, die in den Ergebnissen ihrer Untersuchungen mit den gegenwärtigen Hauptannahmen der vergleichenden Morphogenie in Widerstreit geraten und uns auf die immer häufiger auftretende Discordanz zwischen Thatsache und Hypothese aufmerksam machen.

Die sich stets mehrenden Zweifel eingehend zu prüfen und die Quellen der Irrtümer aufzuzeigen, war die nächste Aufgabe des Verfassers. Seine Untersuchungen haben ihm die Überzeugung beigebracht, dass sich die erwähnten Lehren bereits ausgelebt haben, dass ein weiteres Festhalten an denselben auf den Fortschritt der vergleichenden Morphogenie eher hemmend als fördernd wirken würde und dass die entwickelungsgeschichtlichen Resultate der letzten Jahre die Anwendung neuer Methoden morphogenetischer Vergleichung und Formulierung verlangen.

Diese Einsicht des Verfassers ist nicht das Werk einer kurzen Überlegung. Es handelt sich nicht um einen willkürlichen Versuch. Die ersten Zweifel an der Richtigkeit der allgemeinen zoologischen Denkweise begannen sich in ihm schon zur Zeit seiner eigenen Schulstudien zu regen. Die Versicherung zoologischer und embryologischer Lehrbücher, dies und jenes lasse sich „ungezwungen“ auf dieses oder jenes phylogenetische, einheitliche Schema zurückführen, wollte ihm nicht recht einleuchten. Die Zweifel und die Ungläubigkeit wuchsen, je kritischer der Leser von Lehrbüchern und dann von Spezialabhandlungen mit der Zeit wurde. Seine nachher bei den Practicis im zoologischen Laboratorium gesammelten Erfahrungen, wo man den Studierenden so manches zu erklären hat, was in den anerkannten Theoremen keine genügende Erklärung findet, sodann das Ausarbeiten von Universitätsvorlesungen, wo man nach exakten Definitionen sucht, konnten jene Zweifel keineswegs beheben. Ein Wiener Schüler, der von den verschiedenen Gastrulationsarten gehört hat, richtete an mich einmal die Frage, was denn eigentlich eine „Gastrula“ sei, wenn man alle möglichen ontogenetischen Gebilde als Gastrulae bezeichnet? Und da habe ich diese Frage nicht gut zu beantworten gewusst.

Wenn ich in dieser Schrift mehrere, Ausschlag gebende Widersprüche in der eingebürgerten Denkweise aus Licht bringe und über die diesbezüglichen Hypothesen abfällig zu urteilen wage, so geschieht dies nicht etwa infolge einer prinzipiellen Abneigung gegen das konstruktive Denken überhaupt. Eine Wissenschaft braucht nicht spekulationsrein zu werden, um eine Wissenschaft zu sein. Ich identifiziere nicht das Exakte mit dem Spekulationsfreien und halte insbesondere die zoologische Morphogenie für ein Forschungsgebiet, welches stets mit zusammenfassenden, orientierenden, abstrakten Gedanken durchsetzt werden muss, um zu gedeihen. Ich habe mich darüber an anderen Orten eingehender ausgesprochen. In einer Arbeit über Arthropoden habe ich seiner Zeit gesagt, das System sei lediglich als eine ordnende Hilfsvorstellung beim Verfolgen der Stammesgeschichte aufzufassen. Und in der That: keiner Hypothese, die sich als ordnende Hilfsvorstellung bewährt hat, kann man einen wissenschaftlichen Wert absprechen. Nichtsdestoweniger bin ich beim Entwerfen eigener Konjekturen sehr vorsichtig vorgegangen und war vielleicht übertrieben zurückhaltend. Selbst auf die Gefahr hin, dass jemand infolgedessen meine zum grossen Teil negativ gestempelte Arbeit für überflüssig und verdienstlos, mein Programm für kein Programm halten könnte.

Sicheren Entscheid über ihren Wert kann natürlich der Verfasser selbst nicht führen. Eine bessere Einsicht muss ja erst allmählich errungen und erkämpft werden. Diejenigen gewiegten Morphologen, die ihre Kräfte in anderer Richtung verausgabt haben und sämtliche, in nachstehenden Ausführungen hervorgehobene Bedenken nicht anders als mit Achselzucken beantworten können, mögen daran

erinnert werden, dass sich der Verfasser ansonst auf dem gewohnten, vergleichend-morphogenetischen Gebiete nach Möglichkeit und Fähigkeit bethätigt, und mögen wenigstens den neuen, hier gebotenen Aufschlüssen über verschiedene, spezielle Gegenstände, wie über die Entwickelung des *Amphioxus*, den Bau des *Trichoplax* u. a. m., ihre Aufmerksamkeit schenken. Aber auf den Gebieten der Embryologie und der Biomechanik, welche in den letzten Jahren so viele ausgezeichnete Forscher mit glänzendem Erfolge bearbeiten, da — hofft der Verfasser — werden sich vielleicht einige Autoritäten finden, die sich seiner Sache in ihren Publikationen annehmen, ihre Richtigkeit des näheren prüfen und somit seinen Gedanken zur weiteren Verbreitung verhelfen wollen.

Ein Erfolg dieser Schrift wäre schon dann zu verzeichnen, wenn zahlreiche, über ihren Inhalt gefällte Urteile zu einer Diskussion über einschlägige Fragen den Anlass geben würden; genauer gesprochen, wenn sie die bereits eröffnete Diskussion beschleunigen würde. Doch selbst dann, wenn die Dinge ihren gewöhnlichen, langsamen Entwickelungsgang nehmen sollten, bis sich die Richtigkeit der heute an dieser Stelle vorgetragenen Auffassung so zu sagen von selbst ergeben würde, selbst dann dürfte der Verfasser noch von Erfolg sprechen, denn die vorläufig ungünstige Wendung würde sein Verdienst nicht zu schmälern vermögen, einer der Ersten gewesen zu sein, die erkannt haben, dass Entoderm und Entoderm im Sinne der Homologie niemals dasselbe sein kann und dass nicht die Form, sondern die Funktion als das Frühere, Apriorische, für entwickelungsgeschichtliche Konstruktionen richtungs- und massgebend sein muss. Der Verfasser hält für ein wichtiges Ergebnis die Begründung des alten Satzes, das Meiste, was man auf das sogenannte biogenetische Grundgesetz zurückzuführen pflegt, beruhe auf Täuschung, insofern alles Unentwickelte, Unvollkommene einander mehr oder minder gleichen müsse, — und ist der Erste, der den Versuch macht, den Schwerpunkt der einschlägigen Forschung auf ein zwischen dem vergleichend-morphologischen und dem biomechanischen liegendes Gebiet zu verschieben.

Meinen aufrichtigen Dank spreche ich — auch an dieser Stelle — allen denjenigen aus, die mir, sei es durch Überlassung von kostbarem, embryologischen Untersuchungsmateriale oder schwer zugänglicher Litteratur, sei es durch Rat oder Auskünfte, bei meiner Arbeit behilflich waren; insbesondere den s. t. Herren Professoren: Stefan von Apáthy in Kolozsvár, Ludwig von Graff in Graz, Alexander Onufr. Kowalewsky in St. Petersburg, Basilius Lwoff in Moskau, Fr. Saverio Monticelli in Neapel (Sardinien), Johann Sobotta in Würzburg, Wilhelm Roux in Halle.

Derjenige, dem ich die meiste Unterstützung, die meiste Anregung schulde, lebt nicht mehr. Seinem Andenken, dem Andenken Carl Claus widme ich diese Blätter.

Chamonix a. Mont Blanc 1901.

Dr. T. G.

Inhaltsverzeichnis.

Erstes Kapitel.

Zur Kenntnis der Gastraeaden.

I. Abschnitt.

Über Trichoplax adhaerens F. E. Schulze.

Den Ausgangspunkt unserer Betrachtungen bildet der allgemein bekannte und viel umstrittene *Trichoplax adhaerens* F. E. Schulze. Da die Litteratur über dieses interessante Wesen meines Wissens noch nirgends genauer zusammengestellt wurde, so gebe ich hier ein ziemlich vollständiges Verzeichnis von Autoren, die sich mehr oder weniger eingehend mit dieser Tierform beschäftigen.

Litteratur über Trichoplax:

Anonymus	**1.**	L. v. Graff	**1.**
St. v. Apáthy	**1.**	E. Haeckel	**15.**
L. Böhmig	**2.**	B. Hatschek	**3.**
M. Braun	**1.**	E. Mečnikow	**2.**
O. Bütschli	**1,3.**	F. S. Monticelli	**2.**
Y. Delage	**3,II.**	F. C. Noll	**1.**
E. Ehlers	**1.**	P. u. F. Sarasin	**1.**
J. Frenzel	**2,3.**	K. C. Schneider	**2.**
T. Garbowski	**4,5.**	F. E. Schulze	**4,5.**

Vergl. auch F. v. Wagners referierenden Aufsatz „Organismus der acoelen Turbellarien" (Biologisches Zentralblatt, Bd. XI, 1891) p. 663 und Fussnote.

A. Morphologische Verhältnisse.

In seiner „Systematischen Phylogenie" hat Haeckel unter Gastremarien, der ersten Klasse des ziemlich bunt zusammengewürfelten Gastraeadenphylons, neben hypothetischen Formen, zwei lebende, marine Organismen untergebracht, den *Trichoplax adhaerens* F. E. Schulze und *Treptoplax reptans* F. S. Monticelli, deren allgemeine Körperarchitektur bereits von ihren Entdeckern beschrieben wurde. Diese ursprünglichsten, sowohl rein morphologisch als entwickelungsgeschichtlich schwer zu beurteilenden Metazoen habe ich einer möglichst eingehenden Untersuchung unterzogen, um einerseits eine tiefere Einsicht in ihre histologischen und physiologischen Verhältnisse zu erlangen, anderseits, um ihre wirkliche systematische und genetische Stellung in der Reihe der Vielzelligen zu ermitteln. Es ist auch mir nicht gelungen, einige Besonderheiten des *Trichoplax*-Organismus in befriedigender Weise zu

erklären; in den Rahmen dieser Arbeit fällt aber nicht eine erschöpfende Schilderung seiner Histologie und Physiologie. Ich konnte mich hier vielmehr auf diejenigen Angaben beschränken, die meine Ausführungen genügend unterstützen und die Richtigkeit meiner Auffassung beweisen. Eine endgiltige Lösung der hier in Rede stehenden Fragen werde ich vielleicht in einer Spezialabhandlung über *Trichoplax* bringen können.

Bis jetzt wurde der *Trichoplax* — *Treptoplax* ist eine ganz neue Entdeckung — in sehr verschiedener Weise beurteilt. Während die einen ihn für ein Mesozoon erklären, zählen ihn andere Autoren, wie z. B. von Graff, zu acoelen Turbellarien, oder aber sehen in ihm ein paranomales Entwickelungsstadium eines höheren Organismus, möglicherweise eine Poriferenlarve. Grosse Seltenheit und die bedeutenden Schwierigkeiten mikrotechnischer Behandlung erklären allein den Umstand, dass sich mit dieser berühmt gewordenen Form bis jetzt nur ein einziger Forscher, F. E. Schulze (4,5) des näheren befasst hat.

Der Körper lässt sich bei beiden Formen auf eine flache Scheibe zurückführen, die aussen mit einem grösstenteils bewimperten, oben pflasterförmigen, unten zylindrischen Epithel bekleidet ist und innen aus einem sehr lockeren Parenchym, aus mehr oder minder unregelmässigen Zellen besteht.

Die von Schulze beschriebene Form ist wie der Verfasser in seiner ersten Publikation (4) mitteilt zuerst in den Aquarien des Grazer zoologischen Instituts aufgetreten. Die flachen, scheibenartigen Tiere hielten sich sowohl am Bodensatz als an den Wänden eines Glasbehälters auf, welcher verschiedene andere Tiere und Pflanzen, wie Foraminiferen, Scyphistomapolypen, Teile von *Ulva latissima*, Algen u. dgl. beherbergte. Die einzelnen Individuen nehmen sich auf Glaswänden wie trübweissliche oder gelblichgraue Fleckchen aus, deren Umrisse sich fortwährend, wenn auch sehr allmählich, verändern. Nur im Stadium vollständiger Ruhe sind die Scheiben regelmässig oval, mitunter sogar kreisrund. Gewöhnlich haben sie eine starke Ähnlichkeit mit lappig ausgebreiteten Amöben, welche nach allen Richtungen ihre abgerundeten Pseudopodien ausstrecken, so dass es einer längeren Beobachtung bedarf, um zu entscheiden, in welcher Richtung sich die Sarcodine eigentlich bewegt.

Von allen Rhizopoden erinnert aber *Trichoplax* am lebhaftesten an Erdamöben, insbesondere an die bis 2 mm grosse *Pelomyxa*. Es sind namentlich, von den übereinstimmenden Körperumrissen abgesehen, die vielen Kerne und die zahlreichen Glanzkörper der *Pelomyxa*, welche die Ähnlichkeit im Habitus noch grösser machen. Es wurde sogar seinerzeit behauptet, dass die *Pelomyxen* eine zellige Struktur besitzen, doch wurden diese Angaben Gullivers durch Bourne widerlegt, welcher gezeigt hat, dass sich diesbezügliche Bilder auf Plasma-Veränderungen unter dem Einflusse von Reagentien zurückführen lassen (1, p. 357—374). Auch ist die Art der Bewegung bei beiden Organismen scheinbar die gleiche; die Scheibe des *Trichoplax*körpers verbreitert sich oft in der Richtung der Bewegung und die Erdamöben bewegen sich ebenfalls durch Ausbreitung und allmähliche Verschiebung, ohne eigentliche Pseudopodien zu bilden (vgl. Greeff, 1, Taf. II., Fig. 6a, 6g).

Der *Trichoplax*, den ich untersuchte, wurde schon vor Jahren an Glaswänden der Aquarien im Clausschen zoologischen Institut bemerkt und ist dort auch jetzt in grösserer oder geringerer Verdichtung in einzelnen Glasbehältern das ganze Jahr hindurch zu finden. Die Körperfarbe ist, wie bei den Schulzeschen Stücken, schmutzig weissgrau oder gelblichgrau, ähnlich dem sandigkörnigen grauen Plasma der paramaecienartigen Ciliaten, die neben Opalinen den Darmkanal der Wasserfrösche bevölkern.

Was die Topographie der geweblichen Elemente anbelangt, so ist zu bemerken, dass die äussere Körperschichte aus bewimpertem Epithel besteht, während das Innere von undeutlich mehrschichtigem Zellengewebe parenchymatösen Charakters eingenommen wird. Da sich die Gestalt des Tieres amöboid verändert, so ist es schwer, diesen Organismus nach der bei Metazoen üblichen Schablone morphologisch zu orientieren. Würde man die ziemlich selten vorkommende, kreisrunde Gestalt als die normale bezeichnen, dann müsste man den *Trichoplax* zu den Synstigmen rechnen, das ist zu den einfachsten

Metazoen, deren Orientierungsstelle ein zentraler Punkt repräsentiert (vgl. Schulze, 6). Oder aber liesse sich durch diesen Punkt eine Prinzipalachse führen, in Berücksichtigung des Umstandes, dass das Tier stets nur die eine Seite der Körperscheibe der Unterlage zukehrt. Diese dorsoventral gerichtete Achse, als die einzig mögliche, würde folglich die Prinzipalachse des Tieres (im Sinne Schulzes) bilden.

Nur das Epithel der dorsalen Seite ist ein echtes Wimperepithel, dessen Zellen gleichmässig mit Cilien versehen sind. Die Zellen des hohen, zylindrischen Ventralepithels tragen in der Regel bloss einen Cuticularfortsatz, wodurch sie als Geisselzellen charakterisiert werden. Auch in der Differenzierung des inneren Zellengewebes lässt sich eine dorsoventrale Schichtenfolge feststellen, wie dies von Schulze bereits in seiner ersten Publikation hervorgehoben wurde. Auf der damals von ihm gelieferten Abbildung eines Querschnittes (4, p. 95, Fig. 1), welche irrtümlicher Weise verkehrt angebracht wurde, tritt namentlich die schichtenartige Einlagerung von dreierlei Elementen deutlich hervor. Unter dem dorsalen Epithel liegen die grossen, ganz unten die kleineren Exkretkugeln und die mittlere Schichte bilden die gelbbraunen Conglomerate symbiontischer Zooxanthellen (Taf. II, Fig. 10). Demgegenüber sind die Muskelzellen, als welche die meisten Parenchymzellen zweifellos fungieren, nicht genauer geschichtet; es wurde zwar behauptet, dass *Trichoplax*, nach Art der Turbellarien, zwei Muskellagen besitzt, deren Richtungen sich rechtwinkelig schneiden, doch entsprechen diese Angaben nicht der thatsächlichen Topographie des Parenchymgewebes.

Diese Verhältnisse sind vielfach schon an lebenden Tieren zu sehen, wenn man die ausgebreitete Körperscheibe mit starken trockenen Systemen (Zeiss E. F.) untersucht. Bei hoch eingestelltem Tubus nimmt man zunächst die flimmernde Wimperbekleidung der Dorsalseite wahr, sodann bemerkt man zuweilen bei entsprechender Beleuchtung des Objektes Zellgrenzen und Zellkerne des dorsalen Epithels; bei tieferen Einstellungen bekommt man die Exkretkugeln und erst nachher die Algengruppen deutlich zu sehen (Taf. III, Fig. 1).

Im Sinne der Keimblätterlehre, die auf sämtliche Metazoen ausgedehnt zu werden pflegt, müsste man das äussere Körperepithel als das Ectoderm, das innere Gewebe als das Entomesoderm auffassen. Der Organismus würde demnach aus zwei Schichten bestehen. Nichtsdestoweniger wird der *Trichoplax* von Schulze (und auch von Lang, 2) für einen dreiblätterigen Organismus gehalten: das obere Epithel wäre ectodermaler Natur, das innere Parenchym wäre mesodermal und das ventrale Epithel wegen seiner angeblich verdauenden Thätigkeit müsste man als ein Homologon des entodermalen Darmes höherer Metazoen in Anspruch nehmen. Auf diese Frage werden wir noch mehrmals zurückkommen.

Die ganze Oberfläche des Tieres ist bewimpert. Während die dorsalen, grösseren (8—12 μ, nach Schulze) Zellen gleichmässig mit Wimpern bekleidet erscheinen, tragen die kleineren (3—5 μ) Zellen der Unterseite, wie oben bemerkt wurde, je einen, höchstens zwei Cuticularfortsätze, so dass sie typische Geisselzellen darstellen. Mittels dieser Geisseln ist das Tier im Stande, sich der Unterlage, sei es eine Glaswand des Aquariums, sei es eine Pflanze, wie z. B. *Ulva latissima*, auf der es sich freiwillig niemals aufhält, ziemlich fest anzuschmiegen, so dass es eines verhältnismässig starken Wasserstromes bedarf, um gehoben und fortgerissen zu werden; Frenzel, der den Versuch gemacht hat, dieses Phänomen zu erklären, spricht von einer Flächenanziehungskraft, welche viel mächtiger wirkt als die Schwerkraft (4, p. 470).

Nach Schulze misst Trichoplax im Diameter 2 bis über 3 mm; die von mir untersuchte „Rasse“ war im Durchschnitt viel kleiner; die Mehrzahl der Exemplare erreichte kaum die Grösse von 1 mm. In der Ruhe, wenn die Konturen der Körperscheibe gleichmässig rund oder oval erscheinen, zieht sich das Tier häufig in der Mitte stark zusammen, so wie ich dies nach einem 0·2 mm grossen Exemplar abbilde (Taf. I, Fig. 1). Im Querschnitt erscheint es sodann planconvex, in der Mitte bräunlich opak, an den Randpartien halb durchsichtig. Beim Kriechen breitet sich der Körper mehr oder minder gleichmässig aus; in der Richtung der sich am stärksten dehnenden, pseudopodienähnlichen Körperlappen entstehen oft Falten, die sich ziemlich parallel zu einander wölben und unter dem Mikroskop wie dunkle

Streifen aussehen (Taf. III, Fig. 1). Fühlt sich das Tier unbehaglich, oder wird es etwas gedrückt, z. B. unter einem Deckgläschen, dann versucht es, seine Lage zu ändern, die Körperlappen werden nach allen Seiten ausgestreckt und bei Umdrehung oder rascherer Einziehung gelangen dann die Lappen oft ganz eng aneinander, so dass sie mitunter zu verschmelzen scheinen und die Berührungslinien lediglich als stärker flimmernde weissliche Bahnen bemerkbar bleiben (Taf. III, Fig. 1).

Die Körperform wird in einer ganz besonderen Weise durch bruchsackartige Vorwölbungen und Ausstülpungen geändert; ein interessanter Prozess, den ich öfters sowohl an vital tingierten, als an frei lebenden Exemplaren zu sehen bekam (Taf. I, Fig. 2 und 3). Die Oberfläche der Scheibe zeigt anfangs eine rundliche Erhebung, als ob das Tier den Versuch machen würde, das umgebende Wasser einzusaugen. Nach einiger Zeit wird die Ausstülpung so gross, dass sie sich nicht mehr aufrecht zu erhalten vermag; so weit ich beobachten konnte, wird die Flimmerbewegung an der vorgestülpten Stelle schwächer und langsamer, die Gewebe erscheinen hier stärker ausgedehnt und der Körper dünner. Vielleicht handelt es sich um derartige Ausstülpungen in der Angabe Schulzes, der *Trichoplax* bilde zuweilen Falten, um Nahrungsstoffe in sich aufzunehmen, beziehungsweise zwischen (im Innern?) dieser Falten zu verdauen. Eine überaus ähnliche Erscheinung tritt bei Erdamoeben auf. Greeff hat bei *Pelomyxa* bruchsackartige Pseudopodien abgebildet, welche an die soeben beschriebenen Bruchsäcke sehr stark erinnern. (Vgl. Greeff, **1**, Taf. III, Fig. 2, 5.)

Neben der normalen Scheibengestalt nimmt *Trichoplax* zu gewissen Zeiten die Form von geschlängelten, nach Schulze bis 20 mm langen Bändern an, wie dies von dem Genannten eingehend beschrieben wurde. Die Bandform scheint ein Vorstadium der Vermehrung durch Teilung zu sein. Die Bänder sind in der Regel fast gleich breit und an den Enden zugerundet (vgl. Taf. IV, Fig. 1—6). Doch kommt es manchmal vor, dass die beiden Formen miteinander kombiniert werden und das Band an einer oder zwei Stellen scheibenförmig erweitert ist. Wahrscheinlich haben wir hier eine im Entstehen begriffene Bandform vor uns, wo sich das Tier nicht gleichmässig nach einer Richtung verlängert, wie dies — nach verschiedenen Übergangsformen zu urteilen — zweifellos geschieht, sondern den Prozess der Formumwandlung auf gewisse Bezirke des Körpers lokalisiert. Einmal gelangte ein derartig unregelmässiges Band zur Beobachtung, wo das eine Ende in einen ausserordentlich dünnen, eher plasmatischen als zelligen Fortsatz ausgezogen war und auch in der Mitte des Bandes eine überaus schmale Partie zu bemerken war (Taf. I. Fig. 4). Das Exemplar befand sich in einem kleinen mikroskopischen Aquarium im gewöhnlichen Seewasser und zeigte die normalen Einlagerungen.

Nach dieser allgemeinen Charakteristik der äusseren Körperform und der Topographie der Gewebe wollen wir uns einer genaueren Betrachtung der histologischen Elemente zuwenden.

B. Histologische Verhältnisse.

Trichoplax gehört zu den schwierigsten Objekten zoologischer Histotechnik. Einiges lässt sich auch bei ihm an günstigen lebenden Exemplaren beobachten; frische Quetschpräparate gestatten mitunter einen Einblick in die Verbindung der Parenchymzellen mit den Epithelien; auch durch vitale Färbung mit blauen Farbstoffen, welche dieser Organismus recht gut verträgt, lassen sich gewisse Einzelheiten im Bau der Gewebe darstellen; doch ist das Studium möglichst dünner Schnitte unerlässlich, um die innere Struktur der Zellen und das Verhältnis der Einlagerungen zu denselben kennen zu lernen.

Einige Fixierungsstoffe für *Trichoplax* wurden bekanntlich von Schulze angegeben. Sie sind gut anwendbar, wie die meisten anderen, gewöhnlich gebrauchten Flüssigkeiten, mit denen ich Versuche angestellt habe. Aber bei keiner einzigen ist der Erfolg sicher. Die Hauptschwierigkeit liegt in dem ungemein lockeren Zellenbau und Zellengefüge. Das Tier pflegt die Einwirkung der meisten Reagentien mit beinahe explosivem Zerfliessen zu beantworten. Und auch dann, wenn die Fixierung scheinbar

gelungen ist, überzeugt man sich oft erst nach der mühevollen Mikrotomierung und Färbung, dass die Arbeit vergeblich war, weil die Fixierung nicht rasch genug vollzogen werden konnte, um einer durchgreifenden Destruktion in den Zellen vorzubeugen. Etwas leichter lassen sich die Einlagerungen des Parenchyms konservieren.

Fixiert wurde mit Überosmiumsäure, 20prozentiger Salpetersäure, Pikrinschwefelsäure nach Kleinenberg (mit 3 Teilen Wasser verdünnt), deren Wirkung ähnlich ist wie bei der Salpetersäure, mit Perényischer Flüssigkeit, Mercurichlorid, Platinchlorid, Platinchlorid in Verbindung mit Quecksilberchlorid, Silberchlorid, Goldchlorid, Formalin und mit pikrinsaurem Ammoniak. Jede von diesen Fixierungsarten ist geeignet, besondere Einzelheiten deutlich zu machen; am verlässlichsten wirkt Überosmiumsäure, Platinchlorid mit Sublimat und Salpetersäure.

Brauchbare Tinktionen in toto wurden nur bei Anwendung blauer Farbstoffe erzielt. Mehrere der gebräuchlichsten Färbungen, wie die mit Boraxkarmin oder Alaunkarmin, wollten mir nicht recht gelingen. Schnelle Safraninfärbungen fielen zu roh aus, langsame (mit späterer Ausziehung durch absoluten Alkohol) wurden von dem vergänglichen Gewebe nicht gut vertragen.

Die Schnitte, unter denen manche kaum 1 μ dick sein dürften, wurden auf einer grossen Maschine von Reichert nach Bütschlis Angaben hergestellt. Die Schnittfläche wurde mit Paraffin bestrichen und erkalten gelassen; dabei muss man die gewöhnlich eintretende gelinde Schrumpfung des Paraffinblocks in Betracht ziehen.*) Collodium erwies sich als völlig unbrauchbar.

Das äussere Tegument, das wir mit Schulze (7) im Gegensatze zu der Pellicula der Einzelligen als Cuticula bezeichnen müssen, ist deutlich mehrschichtig. Diese Cuticula ist schwer zu beobachten, auf Schnitten überhaupt kaum nachzuweisen. Sie tritt an Exemplaren, die mit Perényis Flüssigkeit fixiert wurden, einigermassen hervor, am deutlichsten jedoch ist sie an lebenden tingierten Tieren zu sehen und zwar an den Rändern, oder noch besser an Faltenbiegungen (Taf. II, Fig. 1). Sie besteht aus drei bläulich hyalinen Schichten, wovon die mittlere die stärkste ist, die beiden anderen viel dünner, und aus zwei dunklen, sehr dünnen Schichten, von denen wieder die untere stärker und dunkler ist als die obere (Taf. II, Fig. 1). Von den durchsichtigen Tegumentpartien ist die oberste — was auf der Abbildung nicht gut darzustellen war — farbloser als die unteren, obgleich sie sich in unmittelbarem Kontakte mit der Blaulösung (Bleu de Paris) befindet. Während diese Schichten fast homogen zu sein scheinen, sind die dunklen Lagen von körniger Beschaffenheit; die Körnchen verschmelzen wahrscheinlich hie und da miteinander zu horizontal liegenden Fäserchen. Die Cuticula ist in ihrer feineren Struktur so selten beobachtbar, dass ich nicht angeben kann, ob die erwähnten Körnchenschichten, die ab und zu fibrillären Charakter annehmen, thatsächlich eine zusammenhängende, ununterbrochene Lage bilden; denn entscheiden liesse sich das nur an Schnitten. Es ist aber möglich, dass sie aus Inseln, Körperchen oder kurzen Stäbchen besteht, welche im Inneren der Cuticula den Ansatzstellen der einzelnen Wimperhärchen entsprechen und nur in situ besichtigt, ein zusammenhängendes Gebilde vortäuschen. Die Cuticula würde dann in ihrer Gesamtheit sehr genau mit dem Tegumente anderer niederer Metazoen, besonders aber mit der Haut acoeler Turbellarien auffallende Ähnlichkeit haben. So finden wir z. B. bei dem Graffschen *Amphichoerus* eine ebenso geschichtete, aus hellen und dunklen Lagen bestehende Cuticula, deren hyaline Schichten mehr oder weniger homogen erscheinen, die dunkleren aber aus Stäbchen und Basalkörperchen der Cilien zusammengesetzt sind (Taf. II, Fig. 27). Auch die Dicke der Haut ist bei beiden Organismen annähernd die gleiche.

So haben wir in der Cuticula des *Trichoplax* ein echtes, metazoisches Gebilde kennen gelernt.

---

*) Da infolgedessen die Objektklammer stets noch etwas gehoben werden musste, um das Objekt überhaupt anzuschneiden, kann ich die Schnittdicke nicht ganz genau angeben.

Die unter der Pellicula der Einzelligen liegenden, radiär geordneten Bälkchen konnte ich hier nicht auffinden; sie sind nach Bütschli (2) als der Ausdruck einer polygonal gefelderten Alveolarschicht aufzufassen, welche hier ebenfalls zu fehlen scheint. Das Plasma der epithelialen Zellen ist im ganzen Zellkörper gleichmässig struiert. Unter der Pellicula der Protozoen kommt dagegen eine besondere Alveolarstruktur des Plasmas ziemlich allgemein vor; sogar bei niedrigsten Sarcodinen wurde sie vorgefunden, so z. B. von Bütschli (3, Taf. II, Fig. 8, 9) bei *Amoeba actinophora* Auerbach (oder *Cochliopodium*), wo das Tegument an sich ebenfalls durch zarteste Bälkchen radiär gekammert erscheint. Auch für Erdamöben hat Greeff (2) eine wirkliche Pellicula angegeben, mit einem radiär faserigen Ectoplasma darunter. In diesem Verhalten des Zellplasmas zum Tegument, welches nach Leydig aus verdichtetem Spongioplasma entsteht, könnte man ein Merkmal erblicken, das gegen die Auffassung einiger Autoren sprechen würde, *Trichoplax* repräsentiere eine Übergangsform von den Einzelligen zu den Vielzelligen: es könnte vielmehr einen Grund bilden, ihn in das System der echten Metazoentypen einzuordnen.

Von grossem histologischen Interesse ist die Beschaffenheit der Cilien. Es geht zunächst die Frage dahin, ob die Wimperhaare, als alloplasmatische, aktive Energiden der Zellen im Sinne Arthur Meyers (1) und Köllikers (4) das äussere Tegument durchsetzen und als plasmatische Organe des Zellleibes in das Innere eindringen oder bloss äussere Fortsätze der plasmatischen Cuticula darstellen, ohne in unmittelbare Beziehung mit dem Zellkörper zu treten. Es wäre übrigens ein solcher Fall möglich, wo die Cilien nur mit dem Tegument verbunden und äussere Hautfortsätze sein würden, im Zellplasma aber besondere Organe differenziert wären, um einen Kontakt mit den Wimpern herzustellen. So hat Bütschli bei Protozoen (2, p. 1325) Wimpern beschrieben, welche unmittelbar von der Pellicula aufsteigen, so dass die letztere an keiner Stelle durchbrochen wird; im Zellkörper sollen sich aber Fäserchen befinden, die sich bis zur Pellicula fortsetzen und zu den Ansatzstellen der Cilien gelangen.

Während Schulze (5) über diese Verhältnisse nichts Näheres berichtet, hat Karl Camillo Schneider (2) speziell zu diesem Zwecke bis 2 μ dünne Schnitte von *Trichoplax* angefertigt und eingehende Daten über die Natur der Wimperhaare geliefert. Das Plasma der Epithelzellen ist weder wabig noch netzförmig im Sinne Flemmings struiert, sondern besteht aus Fasern, die nach Art eines Knäuels das Zellinnere nach allen Seiten durchsetzen, in den Kern eindringen und sich an den äusseren und inneren Zellgrenzen derart miteinander verflechten, dass eine solide Haut und Membran zu existieren scheint; freie Endstücke dieses gewundenen Knäuelsystems gelangen durch die Öffnungen des tegumentalen Geflechts nach aussen und ragen in Form von Wimperhaaren hervor. Da nun die Fasern, die sich in der Zelle befinden, in unmittelbarer Kontinuität mit der Cilie verfolgt werden konnten, so sind sie zweifellos motorischer Natur. Dieser Nachweis, der dem genannten Autor ebensogut bei *Trichoplax*, wie bei Protozoen „sehr leicht" gelang, wäre thatsächlich vom grössten Interesse und in hohem Grade aufklärend über die Thätigkeit des Zellgerüstes. Trotz aller Bemühungen konnte ich aber weder bei *Trichoplax* noch bei Infusorien etwas finden, was die Angaben Schneiders bestätigen würde.

In der Cuticula selbst lassen sich, wie oben erwähnt, besondere, den Wimpereinheiten entsprechende Elemente nicht nachweisen. An isolierten Epithelzellen (Taf. II, Fig. 2), wo das Tegument unkenntlich wird, konnte ich ebenfalls keine Spur einer inneren, die Cilie fortsetzenden Faser entdecken. Obwohl aber Bütschli die Faserstruktur Schneiders für „nie vorkommende Schematismen" hält (3, p. 117—118) und nachdrücklich hervorhebt, dass mit dem von Schneider angegebenen Linsensystem diese Struktureigentümlichkeiten, auch wenn sie existieren würden, überhaupt nicht gesehen werden könnten, so wäre dennoch der Einwand möglich, dass meine Fixierungs- und Färbungsmethoden unzulänglich waren. Dieser Einwand wird jedoch hinfällig angesichts des Bildes, welches uns mit Goldchloridkalium behandelte Gewebe bieten (Taf. III, Fig. 5). Hier erkennt man am deutlichsten die Cilien als rein cuticulare Fortsätze. Auf dem abgebildeten Quetschpräparate, wo die am Rande sichtbaren Zellen des ventralen Epithels so gut erhalten sind, dass sich teilweise die Zellgrenzen verfolgen lassen,

nehmen sich die Geisseln als dicke, sonderbar perlschnurartig gekörnte Stränge aus, welche zunächst an vergoldete, dicht mit Varicositäten bedeckte Nervenfasern erinnern. Da sich das Gold auch im Zellplasma abgesetzt hat, so ist es ausgeschlossen, dass sich auch in den Zellen Wimperelemente befänden, die nicht herausdifferenziert wurden.*) Demnach ist die Darstellung Schneiders unrichtig.

Als Nebenobjekt habe ich die von Schneider angeführte *Vorticella* verglichen. Ich besitze zufälligerweise mehrere, nach verschiedenen Methoden fixierte und tingierte Schnittserien von diesem Ciliaten, da er auf Kiemenbläschen und Füssen kleiner Süsswassercrustaceen recht häufig vorkommt und anlässlich meiner carcinologischen Arbeiten mitgeschnitten wurde. Auf bestens erhaltenen, mit Sublimat fixierten und mit Boraxkarmin und Alkoholpikrat gefärbten Präparaten war aber ebenfalls von inneren motorischen Fasern, welche nach Schneider bei *Vorticella* genau den für *Trichoplax* angegebenen Strukturen entsprechen sollen, nichts zu sehen.

Anderseits will ich in Bezug auf *Vorticella* und *Trichoplax* die Möglichkeit nicht ausschliessen, dass bei gewissen Formen unter Umständen Strukturen wahrgenommen werden könnten, die man willkürlich im Sinne der Auffassung Schneiders auszulegen im Stande wäre. Henneguy (1, p. 57, vgl. p. 44 und 92) sagt mit Recht, dass im Plasmabau alle Arten von Strukturen, vacuoläre, reticuläre, fibrilläre Struktur u. s. w. vorkommen können. Es ist also möglich, dass mir andere Arten oder Rassen vorlagen. In betreff des *Trichoplax* halte ich dies allerdings für sehr unwahrscheinlich, da wir beide unser Material in den Aquarien desselben Institutes gesammelt haben, wo der *Trichoplax* seit Jahren angetroffen wird.

Die Richtigkeit meiner Auffassung wird sonst noch durch das Verhalten des Tegumentes beim körnigen Zerfall (Taf. II, Fig. 22) bewiesen. Zur Zeit, wo die Desorganisation der Zellen schon weit vorgeschritten ist, ganze Strecken der spongioplasmatischen Cuticula sich auflösen und das Körperplasma zu zerfliessen beginnt, bleiben zuweilen kleine Stückchen der Cuticula länger erhalten, können sich sogar vom Plasma etwas loslösen und behalten stets ihre Cilienarmatur bei, was selbstverständlich völlig undenkbar wäre, wenn die Cilien, das Tegument durchbrechend und perforierend, als äussere Fortsätze (Fasern) mit dem Zellenplasma verbunden wären.

Diese Abhängigkeit der Cilien von der Cuticula steht auch im Einklang mit der genetischen Auffassung der Flimmerbewegung. Mehreres spricht dafür, dass zwischen der amöboiden und ciliaren Bewegung kein prinzipieller, sondern lediglich ein gradueller Unterschied besteht, dass die eine Bewegungsart in die andere übergehen kann, wobei die amöboide Bewegung im grossen und ganzen phylogenetisch die ältere sein dürfte. Bei der Entwickelung der Siphonophoren begeben sich, wie Haeckel (2) angegeben hat, einzelne Blastomeren an die Oberfläche des künftigen Organismus und verwandeln alsdann ihre amöboiden Fortsätze in Cilien. Bei *Magosphaera planula*, einer aus birnenförmigen Zellen zusammengesetzten Flagellatenkolonie, hat Haeckel (4) beobachtet, wie diese Zellen aus amöboiden entstehen und wieder amöboid werden können. Wenn er aber daraus den Schluss zieht, die Cilien – als direkte Fortsätze des Zellplasmas – seien unmöglich blosse Cuticulargebilde (4, p. 541), so ist dem gegenüber zu bemerken, dass das Tegument, mit dem sie sich z. B. bei *Trichoplax* unmittelbar und — wie gewisse Erscheinungen des körnigen Zerfalls zeigen — innig verbinden, keine Abscheidung jenes Plasmas ist, sondern durch Verdichtung der Plasmasubstanz selbst gebildet wird, so dass es von den Wimperhaaren nur funktionell, nicht aber stofflich verschieden ist.

Das Tegument gehört somit nicht zu apoplasmatischen, starren Bestandteilen der Zellen. Es ist das Plasma selbst, bleibt mit den unten liegenden Schichten der Sarkode in vollständiger Kontinuität und ist infolgedessen nicht minder „belebt" als die Zelle selbst. Dieselbe Vitalität muss also aus den

*) Ein bedauerlicher Druckfehler (Weglassung des Wortes „nicht") macht den betreffenden Passus bei Garbowski (5, p. 88) unverständlich.

nämlichen Gründen und in der nämlichen Weise den Cuticularfortsätzen zukommen, welche, wie dies aus den Haeckelschen Beispielen erhellt, stets verflüssigt und in die übrige Plasmamasse eingezogen werden können. Dieses Verhalten dürfte die Existenz besonderer Bewegungsmechanismen und Verbindungsbahnen des Zellinhaltes mit der Cilie überflüssig machen. Die Existenz derartiger inneren, mit den Wimpern verbundenen Fasern, wie sie vor längerer Zeit von Wilhelm Engelmann (1) beschrieben und jüngst im Flimmerepithel des Molluskendarmes von Apáthy (2, vgl. insbesondere Taf. XXVI, Fig. 7) nachgewiesen wurden, kann selbstredend in Anbetracht der hohen Organisation der daraufhin untersuchten Metazoen nicht befremden. Verworn (2), der das gesamte Leben als stetige Sättigung, Desorganisation und neuerliche Sättigung befreiter, chemischer Affinitäten auffasst, beschreibt in diesem Sinne auch die Flimmerbewegung als eine Reihe aufeinanderfolgender, einseitiger Kontraktionen und Erschlaffungen der Wimperhaare und postuliert für diese kontraktilen Organoide der Zelle die Anwesenheit besonderer Zufuhrbahnen von erhaltenden Nahrungsstoffen, nach ihm Kernstoffen. Nachdem es sich gezeigt hat, dass die Fäserchen Engelmanns zu dem peripheren Empfindungssystem in keiner Beziehung stehen, könnten sie unter anderem als Zufuhrstrassen der Kernstoffe beansprucht werden (vgl. Verworn, 1). Etwas Analoges für den Organismus des *Trichoplax* anzunehmen, wäre jedoch aus oben auseinandergesetzten Gründen nicht nur unnötig, sondern in hohem Grade unwahrscheinlich, insofern bei ihm das Empfindungsvermögen, welches in den Darmzellen der Lamellibranchiaten auf ein pinselförmiges Bündel von Fasern lokalisiert erscheint, ebenfalls noch keinen besonderen morphologischen Differenzierungen des Zellkörpers entspricht, sich vielmehr auf das ganze Plasma erstreckt, wie dies durch Goldchloridpräparate wahrscheinlich gemacht wird. Ein Einblick in das phylogenetische Verhältnis zwischen dem äusseren Flimmerepithel des *Trichoplax* und den entodermalen, verdauenden Flimmerepithelien hochorganisierter Metazoen wird mithin ermöglicht. Das phylogenetische Verhältnis der Flimmercuticula des *Trichoplax* zum Tegumente der Protozoen, namentlich der Ciliaten, würde sich nicht minder klar gestalten, wenn man annehmen würde, dass die homogenen und körnig trüben Schichtungen der Cuticula als Homologa der alveolaren Schichte bei Infusorien aufzufassen sind, wobei man allerdings auch das Verhältnis der Cilienpapillen der Infusorien zu der Basalmembran der Flimmerepithelien im allgemeinen genauer präzisieren müsste.*)

Indem wir uns der Betrachtung der Zellen selbst zuwenden, haben wir zunächst einiges über die Plasmastruktur zu bemerken.

Das Cytoplasma kann man sowohl an Epithelzellen als an parenchymatösen Zellen studieren. An frischen, vital gefärbten Quetschpräparaten treten die Strukturen zuweilen deutlich hervor, niemals aber so scharf, wie an manchen ganz dünnen Schnitten. Das von den letzteren gelieferte Bild hängt ausschliesslich von einer glücklich durchgeführten Fixierung ab. Bütschli (3) hat seine bis $^1/_2 \mu$ dünnen Schnitte mit starkem Delafieldschen Hämatoxylin oder mit Pikrokarmin gefärbt. Von diesen Farbstoffen hat sich nur der erste beim *Trichoplax* bewährt, wurde aber nicht konzentriert angewendet, da sonst die Bilder zu dunkel ausfielen. Bei verwandten Objekten, bei niedrigsten Turbellarien hat Graff mit Hämatoxylin — nach Fixierung mit Osmiumessigsäure — ebenfalls die besten Resultate erzielt; dagegen berichtet Graff über Pikrokarmin, dass es sehr zerstörend wirkt (1), was auch für die Gewebe des *Trichoplax* vollkommen zutrifft.

Das Cytoplasma ist in der Regel vakuolisiert. Der Gesamteindruck, den es auf den Beobachter macht, ist sehr verschieden, wie dies die FFig. 3—5, Taf. III, anzeigen. In betreff dieser Figuren muss allerdings darauf hingewiesen werden, dass die Feinheit der körnigen Elemente und die Grössenverhältnisse der Strukturelemente und der tinktiven Körnchen aus technischen Gründen nicht ganz getreu fest-

*) Hierüber vgl. Bütschli, 2, p. 1326, 1327.

gehalten werden konnten, besonders in der bei der Reproduktion stark veränderten und vergröberten Fig. 4. Die Unterschiede im allgemeinen Charakter des Plasmabildes dürften grösstenteils in der wechselnden Grösse der Vacuolen ihren Grund haben; man betrachte nur die mit Aurum chloratum flavum und Glycerin-Hämatoxylin behandelten Parenchymzellen in Fig. 5.

Es erhebt sich die Frage, ob die Vacuolisierung im lebenden Plasma als normale Struktur vorhanden ist, oder bloss in fixierten Zellen als mortale Eigentümlichkeit des gerinnenden Cytoplasmas, als Artefakt, auftritt?

In gequetschten Zellen, die intravitam mit Bleu de Paris, einem tinktorisch sehr guten Natriumsalz der Sulfonsäure, gefärbt wurden, ist diese Vacuolisierung bereits zu sehen, was für die erstere Annahme sprechen würde; anderseits ist es nicht ausgeschlossen, dass sie durch eine vitale Plasmaentmischung, die sich zu gleicher Zeit in den absterbenden Zellen einstellt, herbeigeführt wird. Diesbezügliche Einwände wurden insbesondere von Held gegen Bütschli erhoben. Held sieht in der Vacuolisierung in allen Fällen ein künstliches Produkt und gegen die Behauptung Bütschlis, es habe sich feststellen lassen, dass auch das lebende Plasma Vacuolisierungsstrukturen besitzt, macht er die Möglichkeit geltend, dass mittels Methylenblau frische Zellen zu gleicher Zeit tingiert und fixiert werden (**1**, I, p. 404). Es liesse sich in der That schwer entscheiden, ob die frischgequetschten Zellen blau tingierter *Trichoplax*exemplare zur Zeit der Strukturstudien leben oder bereits abgestorben sind; es wäre vielleicht das letztere anzunehmen, weil sie dem sonst so allgemein eintretenden körnigen Zerfall nicht unterliegen, und in den Vacuolen eine Gerinnungsstruktur erwerben, welche sie gegen Destruktion widerstandsfähiger macht (vgl. Held, **1**, II, p. 255).

Die Vacuolen nehmen sich wie Bläschen nach Art der „sphérules protoplasmatiques" Kunstlers (**1**, vgl. p. 86) aus. In Geweben, welche in starken Anilinblaulösungen gefärbt wurden, machen sie, mit stärksten Linsensystemen (Zeiss homog. Apochromat 2 mm, Komp.-Oc 12 und 18) betrachtet, den Eindruck weisslicher, fast membranöser Bläschen, die in einer dunkelblauen, sie zusammenkittenden Masse eingebettet liegen, und zwar dicht aneinandergedrängt, aber in einer Weise, dass ihre sphärische Gestalt erhalten bleibt. Auf dünnsten Schnitten nimmt das Ganze den Charakter einer maschigen Struktur an. Nach eingehender Vergleichung solcher Strukturen an verschieden fixierten und behandelten Exemplaren gewann ich die Überzeugung, dass die Vacuolen auch das lebensfähige Cytoplasma kennzeichnen, dass sie sich aber — wahrscheinlich im Momente der Fixierung — infolge einer mehr oder weniger starken rapiden Kontraktion des Spongioplasmas vergrössern, bis sie mitunter ziemlich bedeutende Dimensionen erlangen. Den Vorgang denke ich mir so, wie ihn Bütschli (**3**) für wabig-alveoläre Strukturen angiebt; durch Zerreissen und kontraktiles Obliterieren einzelner Bälkchen des festeren Plasmas, welches die Trennungswände der Vacuolen bildet, fliessen mehrere kleinere, benachbarte Vacuolen zu einer einzigen grösseren Vacuole zusammen. Die neu entstandenen grösseren Chylemtropfen nehmen kraft eigener, sich in dem flüssigen Medium sofort einstellenden Oberflächenspannung baldigst eine sphärische Gestalt an und treten nur in solchen fixierten Zellen nicht als reine Kugeln, sondern als ovale Räume auf, wo sie zufälligen, lokalen und stärker wirkenden Spannungen im Spongioplasma nicht Stand halten konnten. Denn auch das festere Gerüstelement scheint recht leichtflüssig zu sein; es verändert sich ziemlich bedeutend unter Einwirkung motorischer Zugkräfte, was aus der verschiedenen Cytoplasmaverdichtung in kontraktilen parenchymatösen Zellen ersichtlich ist und auch in der allgemeinen Vergänglichkeit dieser Gewebe Erklärung findet.

In Gewebspartien, wo die Chylemtropfen nicht kugelig zugerundet waren, entstehen somit häufig Strukturbilder, welche an netzig-schaumige Plasmastrukturen erinnern. Wenn nun Held das Vorkommen von Vacuolisierungen in lebensfähigem Plasma überhaupt leugnet, so darf diese seine Ansicht nicht verallgemeinert werden; es sind eben Fälle möglich, wo eine Umkehrung dieses Prozesses

der Strukturveränderung stattfindet und ein vacuolisiertes Plasma den Charakter eines schaumigen Netzgerüstes annimmt.

Man vergleiche die mit möglichster Sorgfalt angeführten Abbildungen von zwei Zellen, die demselben Gewebe entnommen sind und zweifelsohne in gleicher Weise fungieren (Taf. II, Fig. 19 und 20); die eine war mit Überosmiumsäure behandelt, mit Methylenblau gefärbt und mit Natriumborat fixiert, die andere wurde mit Platinchlorid-Sublimat abgetödtet und mit Glycerinhämatoxylin tingiert. In beiden sieht das Plasma völlig anders aus. In der einen sind die Bälkchen des Gerüstes zu einem deutlich maschigen Netz geordnet, in der anderen sind die Strukturelemente so fein, dass der Zellinhalt für den Beobachter feinkörnig wird.

Bei Anwendung stärkster Linsensysteme kann man sich an gelungenen Präparaten und zwar sowohl an Schnitten als an isolierten Geweben überzeugen, dass das Plasmagerüst aus feinsten Körnchen und einem scheinbar fibrillären Netz besteht und dass die ersteren den Farbstoff intensiver aufnehmen als das letztere. Somit sind die Wände der beschriebenen Vacuolen nicht ganz diffus und gleichmässig gefärbt und mit demselben Farbstoffe kann man je nach dem gegenseitigen Verhältnis jener beiden Strukturelemente ziemlich abweichende Resultate erzielen.

Die mitunter unmessbar kleinen, punktartigen Körnchen liegen nicht zwischen den Faserzügen des Gerüstnetzes zerstreut, etwa die grösstenteils altromikroskopischen Waben und Maschen des Netzes ausfüllend, sondern scheinen sich stets an die eigentlichen spongioplastischen Elemente anzuschmiegen und deren Verlauf zu begleiten. Manchmal gruppieren sie sich, an dem schwächer tinktiven Gerüste haftend, um die Vacuolenräume herum, deren Wandungen gewissermassen austapezierend, manchmal liegen sie nebeneinander längs der Fäserchen, wie z. B. in den spindelförmigen Zellen des Enchyms (Taf. II, Fig. 3), manchmal treten sie in so bedeutender Verdichtung auf, dass man überhaupt nur die runden und länglichen Reihen von Körnchen bemerkt und das Gerüst gar nicht zu sehen bekommt. Hierdurch könnte man sich zuweilen veranlasst sehen, anzunehmen, dass diese Körperchen das einzige morphologisch differenzierte Element des Spongioplasmas repräsentieren und zu den einzelnen Gerüstzügen zusammentreten. Figur 5 auf Taf. III zeigt die verschiedenen Grade der Verdichtung und Gruppierung der Körnchen in befriedigender Weise, namentlich an den gequetschten, hier fast ein Syncytium vortäuschenden Parenchymzellen. An Präparaten, die weniger gelungen sind, tritt diese Struktur nicht deutlich hervor, man findet entweder dickere, augenscheinlich zusammengeklebte Fäserchen oder unregelmässig zerstreute Körnchen allein und kann dann auch die Vacuolen nicht deutlich unterscheiden; es mag sein, dass dies von einem ungünstigen Kontraktionszustand des Zellkörpers im Momente der Fixierung abhängt, oder aber werden die Chylemräume durch die zu dicht angesammelten Körnchen verdeckt. In anderen Fällen tritt zwischen den Körnchen und dem Gerüstnetze das umgekehrte Verhälthis ein: die Körnchen sind entweder nicht vorhanden, oder — was eher zutreffen dürfte — sind so überaus fein, dass sie sich von den übrigen Differenzierungen für das Auge nicht mehr abheben.

Es verdient noch eine besondere Art von Körnchenverteilung erwähnt zu werden, die ich, nach selten gelingender und immer ausserordentlich vergänglicher Fixierung der Gewebe, die mit Bleu de Paris gefärbt waren, durch pikrinsauren Ammoniak, am Epithel der Dorsalfläche beobachten konnte. Es handelt sich um stärkere Anhäufungen dunkler Körperchen, deren Verlagerung annähernd den polygonalen Zellgrenzen dieses Pflasterepithels entspricht und die hier unsichtbaren Zellgrenzen markiert (Taf. III, Fig. 4). Da sich mir keine Gelegenheit darbot, diese Erscheinung öfters und eingehender zu untersuchen, so bin ich nicht in der Lage, anzugeben, ob diese Körperchen mit den soeben geschilderten Körnchen identisch sind, oder Agglomeraten von ihnen entsprechen, oder aber eine besondere Art von Plasmabestandteilen darstellen.

Was die Natur der gewöhnlich angetroffenen Körnchen anbelangt, so ist zweierlei möglich. Entweder sind sie ein Gerinnungsprodukt des Plasmas oder sie gehören zu Stoffwechselprodukten. Bei

Gerinnung im Momente der Kontraktion könnten die Gerüstbälkchen an ihrer eigenen Peripherie in der Weise gerinnen, dass sie ein rosenkranzähnliches Aussehen bekommen. Dies würde gewissermassen an das Verhalten der Cilien bei Behandlung mit Goldchlorid erinnern, wo knötchenartige Auftreibungen entstehen, nach Art der Nervenvaricositäten. Die Körnchen würden in diesem Fall selbstverständlich im lebenden Plasma nicht vorkommen und ihre intensivere Tinktion würde sich leicht als eine natürliche Folge stärkerer Kontraktion des Plasmas an betreffenden Stellen erklären lassen. Im anderen Falle wären sie als Exkretkörnchen, beziehungsweise Reservestoffe zu beanspruchen. Sie werden, wie Fig. 3 auf Taf. III zeigt, in gequetschten, vital mit Alkaliblau gefärbten Zellen gut sichtbar und in ihrer Verteilung geben sie dem allgemeinen Gerüstcharakter in den betreffenden Zellen Ausdruck. Doch liesse es sich, wie oben bemerkt wurde, schwerlich entscheiden, ob die Gewebe noch frisch und lebensfähig sind, oder ob bereits Anzeichen des Absterbens und der Fixierung sichtbar werden. Für die Annahme, dass es sich hier um Stoffwechselprodukte handelt, spricht der Umstand, dass zweifellose Exkretkörnchen in frischen und vital tingierten Protozoen in ähnlicher Gruppierung auftreten und in der äusseren Beschaffenheit an die in Rede stehende Granula erinnern. Von *Actinosphaerium eichhorni*, das in einer Lösung von Neutralrot gehalten wurde, bildet Prowazek (**1**) ein peripheres Segment ab, wo die Exkretkörnchen in ziemlich regelmässiger Verteilung die Wände und Bälkchen der Alveolarräume auskleiden. Eine noch auffallendere Ähnlichkeit zeigt die Neurosomengranula in Ganglienzellen; sie haftete an spongioplasmatischen Hüllen der feinen, runden Vacuolen (Held **1**. II, Taf. X, Fig. 1). Nach Held sind diese Körnchen, die sich auch hier durch intensivere Färbbarkeit charakterisieren, wirkliche Strukturelemente; ihre typische und regelmässige Verteilung findet in der Verteilung von feinen Russteilchen in Ölschaumtropfen (nach Bütschli, **3**, p. 158) einen physikalischen Erklärungsgrund. Die angeführte Neurosomengranula begleiten in analoger Weise die Konturen der feinen Vacuolisierung, welche in absterbenden Zellen des Nervensystems, z. B. in der grauen Vorderhirnsubstanz des Kaninchens, auftritt (vgl. bei Held, **1**, I, Taf. XII, Fig. 3), und nehmen dann an Zahl zu; sie werden aber auch in ganz frischen Spinalzellen angetroffen, manchmal, bei entsprechender Verdichtung, können sie ein Netz vortäuschen oder treten zu dichten Marginalreihen zusammen (vgl. Lenhossek, **1**).

Die Neurosomen erfahren eine recht verschiedene Auslegung. Nachdem ich aber Gelegenheit fand, die chromatischen, je nach der mikrotechnischen Behandlung verschiedene Farbennuancen und verschiedene Lichtbrechung zeigenden Stoffwechselgranulen oder Gerinnungspartikelchen mit den chromatischen Körperchen in den grossen Ganglienzellen des Deiterschen Kernes vom Kaninchen zu vergleichen, kann ich mich nicht enthalten, auf die in gewisser Beziehung sehr bedeutende Ähnlichkeit dieser Strukturelemente hinzuweisen. Besonderes Interesse dürften in dieser Hinsicht die in vergoldeten Zellen auftretenden Strukturen bieten. An diesbezüglichen Objekten (Taf. III, Fig. 5) erinnern die dunkeln unregelmässig gerinnenden Geisselhaare an vergoldete, mit Varicositäten bedeckte Nerven; im Zellkörper werden nur die Körnchen schwarz, offenbar als ein chemisch ähnliches Element. Es liegt der Gedanke nahe, dass man hier möglicherweise mit einer Verunreinigung durch gefälltes metallisches Gold zu thun habe, wie sie zuweilen einzutreten pflegt. Dem gegenüber könnte man jedoch den Umstand geltend machen, dass eine solche Verunreinigung nach den Angaben Apáthys und anderer nur bei zu langem Verweilen in der Lösung, also ganz unverhältnismässig später erfolgt und dass die Verteilung der dunkeln Teilchen den Granulationen bei vitalen und fixierten Blaufärbungen ziemlich genau entspricht. Wäre es nicht denkbar, dass die Cuticularfortsätze periphere Adnexe eines Empfindungssystems bilden, welches im Organismus der Einzelligen und der niedrigsten Polycyten noch in keiner Weise histologisch differenziert ist, topographisch also mit dem ganzen Zellkörper in Beziehung zu bringen wäre? Die ziemlich gleichmässige Lagerung der feinsten spongioplasmatischen Elemente liesse desgleichen die Vermutung zu, dass das Empfindungsvermögen sämtlichen Zellen, auch denen des Enchyms, zukommt oder das Übertragen der zum grossen Teil durch die Cuticulararmatur vermittelten

Reize mittels besonderer Fortsätze auf die enchymatischen, ähnlich struierten Zellen ermöglicht. Ohne mir irgendwelche Befähigung, in diesen Fragen zu urteilen, beizumessen, will ich mich auf den Hinweis beschränken, dass zwischen dem Nervensystem höherer Metazoen und dem Empfindungsvermögen niedrigster Organismen gewisse Relationen bestehen könnten und möchte nur noch die Bemerkung hinzufügen, dass die Fibrillen als Strukturelement (also auch Fibrillen des leitenden Nervenelementes) in ihrer feinsten Zusammensetzung von Leidig auf ein Maschenwerk des Plasmas zurückgeführt werden.

Unmittelbar interessierte uns hier lediglich die strukturelle Beschaffenheit der Zellen und die Berichtigung der früheren Angaben Schneiders. Dieser Autor ging in seiner einseitigen Auffassung so weit, dass er die geschilderten Plasmafasern (Linin?) selbst in den Kern eindringen und das Karyoplasma geflechtförmig durchziehen lässt; welche Strukturdetails ihn darauf gebracht haben und welche technische Mittel ihm erlaubt haben, den Bau der winzigen Kerne daraufhin zu analysieren, ist unerfindlich.

Die wichtigsten Unterschiede zwischen dem oberen und unteren Körperepithel sind bereits von Schulze angegeben worden. Die Zellgrenzen sind bei oberflächlicher Betrachtung des lebenden Tieres nur stellenweise und bloss undeutlich zu sehen. Deutlicher treten sie in Form von dunkleren Körnchenanhäufungen nach Blautinktionen hervor (Taf. II, Fig. 1, Taf. III, Fig. 4). Erst durch Chlorsilberniederschläge werden sie mit erwünschter Schärfe differenziert (Taf. III, Fig. 2). Sowohl die hohen, kleineren Geisselzellen der Ventralseite als die niedrigeren, grossen Zellen des dorsalen Pflasterepithels kanten sich gegenseitig sehr regelmässig polygonal ab; meistenteils sechseckig. Sobald die Pflasterzellen aus dem epithelialen Verbande treten und, sei es durch Klopfen, sei es durch Drücken, isoliert werden, geht ihre polygonale Form bald in eine rundliche über; die von Schulze (5) angegebene Isolationsmethode durch Maceration im Ranvierschen Alkohol wollte mir nicht gelingen.

An der Dorsalseite des Tieres kann man öfters bei scheinbar vollkommen gesunden und freilebenden Exemplaren Unregelmässigkeiten im Epithel bemerken: entweder fehlt an gewissen Stellen die Cilienbekleidung, was bei der gleichmässig wogenden Flimmerbewegung über der ganzen Oberfläche der Scheibe sofort auffällt, oder es fehlen mehrere Zellen, degenerieren vielleicht infolge eines lokalen Reizes, so dass im Epithel klaffende Lücken zurückbleiben. In Fig. 2, Taf. III, bringe ich am dorsalen Epithel einige solche Lücken zur Darstellung.

Die Kerne der Epithelzellen lassen sich ziemlich gut färben. Die klarsten Bilder lieferte mir das Methylgrün und zwar allein, bei Fixierung mit Essigsäure, oder in der sogenannten neutrophilen Lösung,*) nach Fixierung mit Platinchlorid-Sublimat. Die Kerne sind klein und oval, auch in lebenden Epithelien sichtbar, der Inhalt ist körnig. Die verschieden grossen und — soweit es sich konstatieren liess — ziemlich unregelmässig geformten Körnchen können in grösserer Menge vorkommen und scheinen in einem zarten, netzförmigen Gerüst zu liegen.

In den Zylinderzellen des ventralen Epithels befindet sich neben dem Kerne noch ein lichtbrechendes Körperchen, oder mehrere in einer Zelle, welche stark glänzen und bereits bei Betrachtung des ganzen Tieres auffallen: ohne Zweifel Exkretkügelchen, wie sie auch in den Zellen des Parenchyms vorkommen. In der distalen Partie des Zellkörpers, unter der Cuticala, hat Schulze (5, Fig. 14) mehrere helle Kügelchen gesehen, die sich von den Exkretkörnern durch Farbe und Kleinheit unterscheiden. Bei den von mir untersuchten Tieren konnte ich sie aber nicht finden und glaube nicht, dass sie als ein ständiger Charakter dieser Zellen regelmässig vorkommen. Ihre Anwesenheit hat vielleicht Schulze

*) 75 g Saurefuchsin (konzentrierte wässerige Losung) 12—13 g Methylgrun, 25 ccm Alkohol absolutus und 250 ccm dest. Wasser. — Vgl. darüber Garbowski, Hyperienartige Amphipoden des Mittelmeeres, I. Teil. Die Sciniden. — Denkschriften k. Akad. Wiss. zu Wien, Bd. LXVI, 1896, p. 44.

veranlasst, diesem Epithel die Verdauungsthätigkeit zuzuschreiben und dasselbe mit dem Begriffe eines Archenterons zu homologisieren.

Während die Zellzylinder, am distalen Ende flach abgeputzt, an der äusseren Seite zur Bildung einer gemeinsamen Cuticula zusammentreten, sind ihre proximalen Endstücke ziemlich unregelmässig in Fortsätze oder einfach spindelförmig ausgezogen. Schulze hat das Fehlen einer Basalmembran hervorgehoben. Die Fortsätze der Epithelzellen verbinden sich mit den spindelförmigen enchymatischen Zellen, allerdings in einer Weise, dass sich zwischen dem Epithel und dem weit lockereren Parenchym eine deutliche Grenze ziehen lässt, deutlicher, als dies aus dem Querschnitte Schulzes (Taf. II, Fig. 10) zu ersehen ist. Nicht alle Zellen besitzen in situ einen Fortsatz. Bei Behandlung der Scheiben mit Goldchloridkalium und Ameisensäure kommt es öfters zu einer gelinden Maceration, worauf bei leichtem Druck die Zylinderzellen auseinanderweichen und zum Teil ganz isoliert werden. Da kann man sich davon überzeugen, dass unter den mit Fortsatz versehenen Zellen andere sich befinden, deren proximale Hälfte aufgetrieben und abgerundet ist. Übrigens sind auch die ersteren Zellen nicht immer kegelförmig oder spindelförmig zugespitzt, sondern rundlich verbreitert, worauf von der Basis ein einziger oder ein verästelter Fortsatz zu dem inneren Gewebe hinzieht (Taf. II, Fig. 2).

Bei Betrachtung der beiden Epithelien gewinnt man keineswegs den Eindruck, als würde es sich um zwei, physiologisch und phylogenetisch verschiedene Gebilde handeln, um einen animalischen, schützenden, deckenden, empfindenden Exoblast und einen vegetativen, verdauenden, hier zufälligerweise flach ausgebreiteten Endoblast, wie man unter dem Gesichtswinkel der gastraealen Phylogenie diese Epithelien charakterisiert hat. Eine andere Annahme würde vielleicht näher liegen und zwar die Zurückführung der so auffallenden Unterschiede in der Zellengestalt beider Epithelien auf eine mehr mechanische Anpassung an die Lebensweise. Das Zylinderepithel ist stets der Unterlage zugekehrt, das andere liegt frei und bildet die obere Decke der Körperscheibe. Die Folge davon wäre zunächst eine ständige Arbeitsteilung in der Cilienbekleidung. Die untere Lage allein erhielt die Aufgabe, den Körper fortzubewegen; auch die innere Bewegung des Körpers durch Kontraktionen der Parenchymzellen dürfte eher das untere als das dorsale Epithel in Mitleidenschaft ziehen und auf dasselbe modifizierend einwirken. Im Zusammenwirken dieser Umstände wäre ein ausreichender Erklärungsgrund für die Differenzierung des ursprünglich einheitlich gebauten Körperepithels nach zwei verschiedenen Richtungen zu finden. Denn ausser in der Gestalt weichen die Zylinderzellen durch keine wesentliche Eigenschaft von den Pflasterzellen ab. Die Glanzkörper, die sich gewöhnlich neben ihren Kernen befinden, werden zwar im Pflasterepithel nicht vorgefunden, aber sie treten in den inneren Zellen auf, welche hauptsächlich die Exkretstoffe aufspeichern. Die von Schulze beschriebenen, kleinen hellen Kügelchen, die unter der Cuticula in Zylinderzellen abgelagert werden, sind ihrer Natur nach ohnehin unbekannt.

Will man in verhältnismässig leichter Weise brauchbare Querschnitte bekommen, um die Epithelien in situ und ihre Beziehung zum Enchym zu überschauen, dann färbe man die lebenden Scheiben in starken Lösungen von Bleu de Paris und fixiere in Überosmiumsäure auf dem Objektträger. Nach Paraffineinbettung, die möglichst kurz zu dauern hat, sind alsdann die schwärzlich-blauen Scheiben leicht zu finden und ohne Anwendung besonderer Methoden zu orientieren. Die Feinheiten der Plasmastruktur gehen freilich in den meisten Fällen verloren.

Wir schreiten nunmehr zur Betrachtung des Parenchymgewebes.

Wie aus dem Schulzeschen Querschnitt (Taf. II, Fig. 10) ersichtlich, setzt sich dasselbe aus länglichen, entweder spindelförmigen oder mehr unregelmässig geformten Zellen zusammen, deren Fortsätze sich entweder unter einander verbinden oder sich an der inneren Fläche der Körperepithelien anheften. Die meisten Zellen sind dorsoventral gerichtet und überbrücken die Leibeshöhle, wobei ihre unteren Ausläufer direkt in die basalen Fortsätze des Zylinderepithels übergehen. Mitunter bestehen

diese dorsoventralen Brücken aus zwei oder mehreren Zellen, die, aneinander gereiht, so innig zusammenhängen, dass man nur aus den Kernen ihre Zahl erraten kann. Des öfteren lässt sich auch die Grenze zwischen einer epithelialen Zylinderzelle und einer Parenchymzelle nicht bestimmen und das Plasma der beiden Zellkörper scheint continuierlich in einander zu übergehen. Nichtsdestoweniger ist die Individualität der meisten Zellen so ausgesprochen, dass man hier von einem Syncytium keineswegs reden könnte. Bilder, die uns ein Syncytium vortäuschen, sind Kunstprodukte und werden gewöhnlich von Quetschpräparaten geliefert; an solchen Präparaten sind nicht nur die Umrisse der einzelnen Zellen verschwommen und unkenntlich, sondern auch die wirklichen Verbindungsbrücken zwischen den Zellen werden unterbrochen oder modifiziert (Taf. III, Fig. 4, 5). Die charakteristische Spindelgestalt der Parenchymzellen kann man zwar in günstigsten Fällen auch an frischen, namentlich vital gefärbten Zupf- und Quetschpräparaten beobachten; besser erhält sie sich jedoch in fixierten Scheiben; Perényische Flüssigkeit fixiert das Parenchym in situ wohl am besten, in zweiter Linie Silbernitrat, worauf das Gewebe mit Glycerin-Hämatoxylin nachgefärbt werden kann und rebenviolette Töne annimmt.

Die Angaben Schulzes (5), dass die Parenchymzellen unten, in der Nähe des Zylinderepithels, dichter nebeneinander liegen und zahlreichere Fortsätze in horizontaler Richtung, als in den höheren Lagen entsenden, kann ich nicht bestätigen; wenigstens liessen die mir vorliegenden Tiere keine Differenzen in der Verlagerung der Zellen unterscheiden. Quere Anastomosen treten überall auf, namentlich in der Gegend der Algenknollen und der grossen Exkretionstropfen, wo sie offenbar als Suspensorien fungieren.

Das Parenchym ist im ganzen sehr locker gebaut und wird von zahlreichen Spalträumen durchsetzt. Diese interzellulären Spalträume enthalten eine klare, zellenlose und farblose, histotechnisch nicht darstellbare Flüssigkeit, die Leibeshöhlenflüssigkeit. Das Parenchym kann also nicht als Gallertgewebe bezeichnet werden, wie dies z. B. R. Hertwig in seinem Lehrbuche (1, p. 176) gethan hat, weil überhaupt kein Gallert zur Abscheidung gelangt.

Die Zellkerne sind oval, selten rundlich, von undeutlich körnig reticulärem Bau (Taf. II, Fig. 15). In spindelförmigen Zellen liegen sie gewöhnlich gegen die Mitte des Zellkörpers, aber nicht zentral, sondern fast immer der Körperwand genähert. In rundlichen Zellen, welche Exkretionstropfen enthalten oder Algenkolonien beherbergen, liegen sie stets dicht an die Wand gedrückt, in das an die Peripherie der Zelle verdrängte Plasma eingebettet. Ausser dem Kerne finden wir in Zellen glänzende, lichtbrechende Körnchen in verschiedener Zahl und von verschiedener Grösse. In manchen Zellen scheinen sie gänzlich zu fehlen; in anderen liegt ein einziges Glanzkörperchen, zuweilen matt und krümelig, in der Grösse fast den Kern erreichend, so dass es für einen zweiten Kern gehalten werden könnte (Taf. II, Fig. 3); manchmal treten die lichtbrechenden Körnchen in einer einzigen Zelle in Reihen auf, ebenfalls der Körperwand genähert, namentlich in dorsalventral gerichteten Spindelzellen.

Von Differenzierungen, die man in diesen Zellen wahrnimmt, müssen noch die faserähnlichen Strukturen des Plasmas Erwähnung finden. Es handelt sich nicht um wirkliche Faserzüge, sondern um Anhäufungen von den beschriebenen körnigen Elementen des Plasmas, die sich im Sinne stärkerer, paralleler Bälkchen des spongioplastischen Gerüstes wie Fäserchen ausnehmen.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass hier die ersten Ansätze zur Ausbildung wirklicher Muskelfibrillen in den unverkennbar stark kontraktilen Parenchymzellen vorliegen. Die Existenz histologisch differenzierter Muskelzellen muss ich entschieden in Abrede stellen. Beschrieben wurden sie von Graff (1). Graff ging jedoch an die Untersuchung des *Trichoplax*, von der Idee getragen, dass derselbe die niedrigste Stufe der Autoscoleciden, insbesondere der Turbellarien, repräsentiert, und war sichtlich bemüht, die hauptsächlichsten Eigentümlichkeiten der letzteren im Organismus des *Trichoplax* wiederzufinden. So spricht Graff von einer doppelten Lage von Muskeln, die unmittelbar unter den Körperepithelien liegen und als eine dem Muskelschlauch der Platoden entsprechende Bildung aufzu-

fassen sind. Diese subtilen Muskelzüge sollen auf Flächenschnitten sichtbar werden; sie bestehen aus schwachen, kurzen, sich rechtwinkelig kreuzenden Fasern, von denen die eine Lage dichter ist als die andere. Als passendstes Fixierungsmittel wird verdünnte Salpetersäure empfohlen. Nun habe ich die Salpetersäure in verschiedenen Konzentrationsgraden angewandt, wobei sie sich als ein sehr gutes Konservierungsmittel erwies, in Bezug auf den Hautmuskelschlauch habe ich jedoch stets nur negative Resultate erhalten. Der genannte Forscher hat zweifellos die mit hypothetischen Exkretkörnchen besetzten longitudinalen Bälkchen des Plasmagerüstes vor sich gehabt und zwar hat er sowohl die dorsoventralen als die horizontalen Zellfortsätze beobachtet, wodurch eine Doppellage von Muskelfasern vorgetäuscht werden konnte. Derartige Bilder entstehen nicht selten nach Fixierung mit Osmiumtetroxid mit nachfolgender Doppelfärbung mit Methylgrün und Eosin, auch nach Fixierung mit starker Überosmiumsäure und Färbung mit Hämatoxylinlösungen oder Azofarbstoffen. Die eigenartige Struktur der Spindelzellen habe ich besonders klar an vital mit Methylenblau tingierten Exemplaren, die mit Natriumborat nachbehandelt wurden, wahrgenommen. Sie steht im Einklang mit dem allgemeinen Charakter der äusseren Epithelzellen, wo Nervenfasern ebensowenig entwickelt sind wie hier die Muskelfasern.*) In beiderlei Hinsicht müssen wir den *Trichoplax* tief unten am Stamme der Metazoen stellen. Seine Parenchymzellen sprechen dafür, dass es zwischen der einfachen Plasmakontraktilität in den Gewebszellen und der Muskelkontraktilität Übergangsstufen giebt, ähnlich wie die amöboide und die Cilienbewegung kontinuierlich ineinander übergehen. Leydig hat die Entstehung von Fibrillen aus stärker werdenden Spongioplasmabälkchen beschrieben. Apáthy hat die geringe Tinktionsfähigkeit junger Nervenfasern hervorgehoben. So kann Leydig mit seiner Behauptung, das Hyaloplasma (Kupfers Paraplasma) sei das Primäre, das Spongioplasma (Filarmasse Flemmings) das Sekundäre, und das sowohl bei der Muskelfunktion**) als bei der Nervenfunktion das erstere den Ausschlag giebt, in einem gewissen Sinne das Recht behalten. Zarte, schmale, offenbar junge Parenchymzellen sind entschieden ärmer an spongioplastischen Elementen im Celleus als die eigentlichen Spindelzellen.

Freie amöboide Zellen, sowie besondere typische Drüsenzellen, wie sie fur das Enchym der Turbellarien charakteristisch sind, fehlen hier gänzlich.

Was das verschiedene Alter der Enchymzellen anbelangt, so geht die Frage dahin, wie sich die Zellen vermehren. Über diesen Punkt kann ich leider bloss Vermutungen aussprechen. In Anbetracht der Propagationsweise des Tieres, wovon weiter unten die Rede sein wird, glaube ich, dass sich die Enchymzellen untereinander vermehren, möglicherweise durch eine amitotische oder unvollkommen mitotische Zellteilung. Die mikroskopischen Bilder sind grösstenteils so schwer deutbar, und Fälle, wo die Gewebselemente mit wünschenswerter Klarheit hervortreten, so sehr vom günstigen Zufall abhängig und spärlich, dass ich — wie bereits erwähnt — oft im Zweifel war, ob ich es mit einem Zellkern oder mit einem matteren Glanzkörperchen zu thun habe; es wäre somit denkbar, dass in den Präparaten mitunter Zellen vorliegen, welche zwei Kerne führen und deren Teilung unmittelbar bevorsteht; die öfters undeutlichen Grenzen zwischen den Zellen dürften ebenfalls für diese Eventualität sprechen. Es wäre schliesslich die Annahme nicht ausgeschlossen, die Enchymzellen wären von den Epithelien geliefert, etwa nach Art der Phagocytella ins Innere abgestossen . . . Hierüber habe ich zu bemerken, dass ich niemals Mitosen in den Epithelzellen gesehen habe und dass ich noch eher die ventralen Zylinderzellen, die mit dem Parenchym weit inniger verbunden sind als das obere Pflasterepithel, für die Matrixzellen des Enchyms halten würde.

Wie dem auch sei, bleibt die vorläufige Unlösbarkeit dieser Frage für die Zwecke unserer Studien ohne Nachteil und ist für unsere Schlussfolgerungen glücklicherweise gleichgiltig. Bei zweiblätterigen

*) Über Lokalisation und Entstehung der Muskelzüge vgl. auch Eimer (1, im VII. Abschnitte).
**) Anatomischer Anzeiger, Bd. II, 1887, p. 799 (van Gehuchten).

Metazoen, wie bei den Poriferen, ist die Entstehungsweise des inneren Gewebes beinahe bei jeder Form verschieden, und von Cnidariern wissen wir, dass sich die inneren Zelllagen, beziehungsweise deren Derivate einmal vom ektodermalen, das andere Mal vom entodermalen Epithel ableiten lassen. Zahlreiche Beispiele aus der Gruppe der Antozoen, Hydropolypen und Scyphomedusen beweisen die beinahe gleiche Prospektivität der beiden Keimblätter.

Geht man von der Annahme aus, dass die Turbellarien genetisch mit *Trichoplax* zusammenhängen und dass die Acoelen ihre niedrigst organisierte, primäre Stufe repräsentieren, so würde man das Parenchym des *Trichoplax* mit dem enchymatischen Syncytium der Acoelen homologisieren. Dieses wird als Entomesoderm aufgefasst, da es die Funktionen dieser Keimblätter, Verdauung und Bewegung, in sich vereinigt. Die Homologisierung mit dem sogenannten Entomesoderm wäre insoweit richtig, als das beschriebene Parenchym hauptsächlich das Geschäft des Stoffwechsels zu besorgen scheint und die Körperbewegungen grösstenteils ausführt oder vermittelt.

Die Richtigkeit der zweiten Behauptung haben wir soeben auf Grund der Plasmastruktur und der Zellgestalt nachzuweisen versucht. Wir haben zugleich auf die innige Verbindung der enchymatischen Zellfortsätze mit den basalen Fortsätzen der Zylinderzellen im ventralen Epithel hingewiesen und die Gestalt der Cylinderzellen auf die vom Parenchym ausgeübten Kontraktionen zurückgeführt. Demnach wäre das untere Epithel an der Körperbewegung ebenfalls, aber erst in zweiter Linie beteiligt. Im Anschluss an jene Erörterung möchte ich nur noch an die Ableitung des Myonems aus in Reihen geordneten Netzmaschen des cellealen Ektoplasmas, wie sie von Bütschli (2) gegeben wurde, erinnern. Hier ist das Myonem noch zu schwach entwickelt, um von Muskelkontraktilität sprechen zu können. Der noch unvollkommen durchgeführten Arbeitsteilung gemäss sind hier die Zellen auf der Stufe einer einfachen, etwas vervollkommneten Plasmakontraktilität stehen geblieben, einer Stufe, die zwischen den Bewegungserscheinungen der Unicellulaten und denen höherer Metazoen die Mitte hält.

Was die Richtigkeit der anderen Vermutung, das Enchym besorge das Geschäft des Stoffwechsels, anbelangt, so sprechen hierfür mehrere Umstände, vor allem die auffallend grossen, kugeligen Tropfen einer fettartigen Substanz, welche Öltropfen ähneln und in regelmässiger Verteilung dorsal und ventral im Parenchym auftreten (Taf. II, Fig. 10). Im Äther oder in Perényischer Flüssigkeit sind sie leicht löslich: Osmiumsäure fixiert sie in ähnlicher Weise wie Fetttropfen, es hat aber schon Schulze nachgewiesen, dass sie kein Fett sind, da sie sich im Süsswasser lösen, im Seewasser matt und krümelig werden. Dieser Substanz wollen wir nunmehr unsere Aufmerksamkeit zuwenden.

Die dorsalen, grösseren Glanzkugeln, mit einem Durchmesser von 6 μ, liegen nach Schulze in regelmässigen Abständen von 5 bis 10 μ unter dem Pflasterepithel, in den Randpartien sind sie hingegen dichter angehäuft und kleiner. Dies trifft nur für einzelne Exemplare zu und hängt vielfach von dem Kontraktionszustande des Tieres ab, wobei auch die Algenknollen sich zuweilen am Rande der Scheibe stärker verdichten (Taf. I, Fig. 1). In der Regel ist die Verteilung der Glanzkugeln überall gleichmässig oder richtiger gesagt, sind die Parenchymzellen, die mit ihnen belastet sind, regelmässig verteilt, denn die Tropfen selbst können sich spontan, vielleicht unter Einwirkung irgend welchen Reizes während der Untersuchung, entleeren, so dass sie an grösseren Strecken fehlen können. Auch ist ihre Gestalt nicht immer genau kugelig. Sie giebt offenbar den im Parenchym spielenden Druck- und Zugkräften nach und wird manchmal eiförmig (Taf. III, Fig. 1). Ihre Grösse schwankt zwischen 5 und 8 μ im Durchmesser. Der Umstand, dass sich manchmal bei Besichtigung des lebenden Tieres breitere Strassen verfolgen lassen, wo die Glanzkugeln mehr angehäuft erscheinen, steht im Zusammenhange mit der Bildung faltenartiger Wülste, die bereits bei der allgemeinen Charakterisierung des Tieres beschrieben wurden.

Frische Glanzkugeln bestehen aus einer grünlich-grauen oder bläulich-grauen, flüssigen Substanz, deren Ränder manchmal etwas tiefer beschattet erscheinen (Taf. III, Fig. 1). In Scheiben, die längere

Zeit in starken Blaulösungen gehalten wurden, nehmen auch die Glanzkugeln einen gesättigteren blauen Farbenton an. Fixierte Kugeln sind im allgemeinen nicht leicht färbbar. Ihre Form bleibt bei der Konservierung gewöhnlich sehr genau erhalten. Bisweilen zerbröckelt die Kugel in mehrere ungleich grosse Stücke und an der Oberfläche zeigen sich dann hellere Konturen der entstandenen Risse. Unter Einwirkung starker Reagentien, z. B. nach Fixierung mit starker Überosmiumsäure und einigen Metallsalzen werden sie braun bis tief schwarz. Die Färbung fixierter Kugeln mit Anilinblau oder Methylenblau dürfte sich nur auf ein oberflächliches Anhaften des Farbstoffes beziehen. Ähnliches gielt auch von Glycerin-Hämatoxylin. Methylenblau sammelt sich gerne in den inneren Spalten und Rissen gesprungener Glanztropfen. Bei Besichtigung der äusseren Schichten des erstarrten Tropfens erblickt man ein feines Netzwerk dendritisch verzweigter Kanälchen, welche, je tiefer man den Tubus herunterschraubt, zu einem Mittelkern fein zerbröckelter Teilchen zusammentreten (Taf. II, Fig. 17). Wie man bemerkt büssen auch derart gesprungene Tropfen ihr überhaupt beschränktes Lichtbrechungsvermögen nicht vollständig ein.

Glanzkugeln, die in Überosmiumsäure fixiert wurden, brechen zuweilen das Licht viel stärker als im frischen Zustande. Dies pflegt besonders dann einzutreten, wenn die Kugel — offenbar im Momente der Fixierung — in mehrere kleinere Tropfen zerfällt, wobei ihre äusseren Konturen intakt bleiben. Ein solcher kugeliger Zerfall tritt namentlich in kleineren Glanzkugeln auf und kann nur mit Hilfe stärkster Linsensysteme bei intensiver Beleuchtung genauer studiert werden. Da überzeugt man sich, dass das Zentrum der Kugel sich an diesem Zerfalle nicht beteiligt, sondern als eine grössere oder kleinere stark glänzende Masse erhalten bleibt: ein solcher Tropfen liegt dann entweder genau in der Mitte und wird von kleineren Glanzperlchen umgeben, die sich ihm peripherisch anlagern, oder er weicht mehr zur Seite und die anderen Tröpfchen füllen den Rest des Glanzkörpers aus, den Haupttropfen zum Teil verdeckend (Taf. II, Fig. 5). Selten geht der Zerfall noch weiter vor sich. Diesbezüglich möchte ich zwei in Osmiumpräparaten beobachtete Fälle anführen. Einmal handelte es sich um einen ellipsoidisch unregelmässigen Tropfen, der in eine Menge durchsichtiger Kügelchen zerfiel (Taf. II, Fig. 6), das andere Mal war es ein ganz genau runder Glanzkörper, dessen Oberfläche wie gewöhnlich lichtbrechend war, während das Innere aus einem Detritus von feinsten bis staubartigen, unter Einwirkung des Osmiumtetroxids schwach gebräunten Partikelchen bestand (Taf. II, Fig. 7).

Was die Einlagerung der Glanzkugeln im Körperparenchym anbelangt, so haben wir zwei wichtige Thatsachen hervorzuheben: erstens, dass die Kugeln nur intracellulär auftreten, zweitens, dass die Substanz, aus der sie bestehen, allmählich aus dem Zellplasma in das Innere der Zelle heraustritt. Betrachtet man das Gewebe in situ, an Quetsch- oder Zupfpräparaten, dann könnte man des öfteren den Eindruck gewinnen, als läge die Glanzsubstanz frei zwischen den syncytiumartigen Zellen oder in einem Behälter eingeschlossen, der aus mehreren Zellen entstanden ist (Taf. III, Fig. 2—5): nur an einigen wenigen, besonders günstigen Stellen findet man in dem plasmatischen, die Kugel umgebenden Ringe einen Kern, in einen dichteren Plasmahof eingelagert (Taf. II, Fig. 4), wie dies in vielen Matrixzellen, z. B. in den Otolithenzellen der Ctenophoren der Fall ist. Am deutlichsten spricht sich das eigentliche Verhältnis zwischen dem Glanzkörper und dem ihn ausscheidenden Zellkörper an isolierten Zellen aus (Taf. II, Fig. 15). Die Zellen sind sehr gross und kugelig aufgetrieben; die kurzen Fortsätze dürften vielleicht die Vermutung nahe bringen, dass diese secernierenden Zellen aus gewöhnlichen, schmalen, spindelförmigen Parenchymzellen entstehen. Vielleicht ist die Arbeitsteilung im Enchym noch so unvollkommen durchgeführt, dass eine jede Zelle das Vermögen besitzt, lichtbrechende Substanz zu produzieren. Die Beschränkung dieser Sekrete auf einzelne, topographisch bestimmte Zellen findet selbstverständlich in der vorläufig nicht weiter analysierbaren Selbstregulation, wie sie gerade dem Organismus des *Trichoplax* eigentümlich ist und ihn ausmacht, ihre Erklärung. Das Plasma ist in solchen Zellen an die Peripherie verdrängt und lässt einen Hohlraum frei, dessen kreisrunde Konturen genau den Umrissen des Sekretes

entsprechen. An frischem Material ist es unmöglich, die Einzelheiten festzustellen; am fixierten sieht man gewöhnlich einen mitunter recht breiten freien Raum zwischen dem Plasma und der Glanzkugel. Ich glaube annehmen zu dürfen, dass der secernierte Tropfen in der lebenden Zelle den ganzen Hohlraum ausfüllt und dass der freie Zwischenraum erst bei der Konservierung entsteht; das Plasma weicht unter heftiger Kontraktion an die Zellwände zurück und auch der Glanztropfen selbst erleidet höchst wahrscheinlich eine Schrumpfung, obwohl sich dies durch Messung nicht unmittelbar nachweisen lässt.

Sehr oft kann man beobachten, wie eine Glanzkugel maximaler Grösse plötzlich verschwindet oder wie bei absterbenden Individuen einzelne Tropfen samt dem angelagerten Zellplasma aus dem Enchymgefüge heraustreten und sich im Momente, da die Zelle zerfällt, entleeren. Bei gesunden Exemplaren bewirkt der anschwellende Tropfen offenbar ein Platzen der Zellwände und der Inhalt ergiesst sich in die Leibeshöhlenflüssigkeit, welche die Lakunen zwischen den lockeren Parenchymzellen ausfüllt.

Bei Untersuchung des lebenden Objektes gestattet uns die geringe Durchsichtigkeit des Gewebes nicht, das Schicksal der entleerten exkretorischen Zellen weiter zu verfolgen. Dagegen im Parenchym gut konservierter Exemplare begegnet man einzelnen Zellen, die bei der typischen, runden Gestalt der aufgeblähten Exkretionszellen entweder leer sind oder nur geringe Mengen der lichtbrechenden Flüssigkeit enthalten. Eine kreisrunde, gänzlich entleerte Zelle mit kurzem Anheftungsfortsatz habe ich in einem Platinchloridpräparate gefunden und zwar gehörte sie zu der unteren, ventralen Glanzkörperschicht (Taf. II, Fig. 16b). Ich glaube, dass wir in diesem Objekte eine exkretorische Zelle vor uns haben, die sich unmittelbar vor der Fixierung entleert hat und zur Ausscheidung einer neuen Glanzkugel befähigt war. Wollte man hier den Einwand geltend machen, es sei vielleicht eine gefüllte Zelle gewesen, deren Inhalt während der Präparation verloren ging, so möge man andere Zellen aus der ventralen (Taf. II, Fig. 16a) oder dorsalen (Taf. II, Fig. 6) Parenchymschicht betrachten, die entweder einen unverhältnismässig kleinen Glanzkörper enthalten oder bloss an den inneren Plasmawänden erstarrte Perlchen und Spuren der ausgeschiedenen Substanz aufweisen. Diese Substanz wird augenscheinlich von dem ganzen Zellkörper an verschiedenen Stellen und zu gleicher Zeit tropfenweise ausgeschieden, worauf diese verschieden grossen Tröpfchen zusammenfliessen und sich zu einem einheitlichen, aus physikalischen Gründen kugelrunden Glanzkörper verbinden. Somit wäre meiner Meinung nach die physiologische Bedeutung der betreffenden Zellen als Exkretionszellen erwiesen. Einzelne kleine Exkretkörperchen, möglicherweise von einer anderen chemischen Zusammensetzung, treten auch in anderen Körperzellen auf, z. B. in kontraktilen, als Bewegungsapparat fungierenden Spindelzellen oder in Enchymzellen, welche Algenkolonien beherbergen (Taf. II, Fig 19); hauptsächlich aber konzentriert sich der diesbezügliche Stoffwechselprozess in den beiden subepithelialen Schichten des Parenchyms. Wie lange die angesammelten Tropfen von den Zellen getragen werden, ist nicht bekannt. Bei starken Vergrösserungen macht eine fixierte Exkretionszelle zuweilen den Eindruck, als ob das Plasma von innen aus eine zarte Lamelle ausscheiden oder eher sich selbst nach Art einer Grenzlamelle verdichten würde (Taf. II, Fig. 15, Vergrösserung 2120 : 1), doch lassen meine Objekte keinen sicheren Entscheid darüber zu, ob es sich hier um eine wirkliche Plasmadifferenzierung oder um ein Kunstprodukt handelt.

Graff (1) hat die Exkretionszellen des *Trichoplax* mit den einzelligen, fast enchymatischen Hautdrüsen acoeler Turbellarien verglichen und die Glanzkörper mit ihrem Sekretstoffe homologisiert. Ich kann aber keinen einzigen Grund herausfinden, der für die Ähnlichkeit, geschweige denn genetische Verwandtschaft dieser beiden Organe sprechen würde Das Gemeinsame besteht lediglich in der Thatsache, dass es sich in beiden Fällen um Zellen handelt, welche apoplasmatische Stoffe produzieren. Alle Anzeichen sprechen hingegen dafür, dass die physiologische Eigenart der produzierten Sekrete, beziehungsweise Exkrete so verschieden ist, wie der Chemismus des *Trichoplax*-Organismus von dem Chemismus der Plathelminthen. Als ergastische Gebilde im Sinne Arthur Meyers bestehen die Glanzkugeln aus höher oxy-

dierten Eiweissstoffen und Stoffwechselprodukten, die in die Spalträume des Enchyms entleert — wahrscheinlich von den durch Schulze bekannt gemachten, symbiontischen Algengruppen wieder aufgenommen und assimilatorisch verarbeitet werden, zum Teil durch das äussere Epithel nach aussen gelangen. Der Überschuss der Algenassimilate kommt dann wieder den Parenchymzellen zu gute und wird neuerlich als lichtbrechende Substanz ausgeschieden.

Auffallende Ähnlichkeit mit diesen Exkretionstropfen besitzen — wahrscheinlich auch in chemischer und physiologischer Hinsicht — exkretorische Vacuolen grosser, zusammengesetzter Amöben, wie *Pelomyxa*, deren Organismus habituell vielfach an *Trichoplax* erinnert. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die lichtbrechenden Tropfen im Plasma der *Pelomyxa* und ähnlicher Amöbenformen, die ich zu beobachten Gelegenheit hatte,*) ebenfalls Stoffwechselprodukte repräsentieren. Greeff (2) hat diese Glanzkörper irrtümlicherweise als Sexualprodukte angesehen. In einer anderen Studie (Greeff, 1) schildert er einen sehr eigentümlichen Propagationsvorgang bei *Pelomyxa*. Als Derivate der zahlreichen Kerne sollen Körperchen entstehen, die er als Keimkörner deutet und die sich sodann in Glanzkörper verwandeln; es gehe hier vermittels mehrfacher Teilung eine Sporenbildung vor sich und aus den Sporen sollen junge Amöben ausschlüpfen. Im Widerspruch mit dieser Schilderung stehen zunächst die Angaben Bütschlis über besondere sporenartige, mit einer eigenen Pellicula und Kern versehene Gebilde bei *Pelomyxa*; ausserdem liegen Spezialstudien über diese Amöbenform von Fil. Gould (1) vor, wo die Glanzkörper ebenfalls als Stoffwechselprodukte gedeutet werden. Gould hat die Amöbe in Schnitte zerlegt und den homogenen Bau der Glanzkörper richtig erkannt; nur nach Behandlung der Substanz mit Pikrin und Aufhellung in Terpentinöl werden sie körnig und trüb, wie dies in gleicher Weise mit den Glanzkugeln des *Trichoplax* der Fall ist. In der Nähe der Substanztropfen hat Gould gewisse Plasmadifferenzierungen wahrgenommen; die Wände der Waben sind radiär gerichtet und der Tropfen scheint den Inhalt einer extrem grossen Vacuole darzustellen. Mikrochemische Reaktionen haben auch hier gezeigt, dass keine eigentliche Fettsubstanz vorliegt. Der Modus des Stoffwechsels im Enchym des *Trichoplax* findet demnach ein Analogon in den Vorgängen bei vielkernigen Amöben und ist in erster Linie dadurch kompliziert, dass hier in den Stoffwechsel eines metatrophen Organismus der Stoffwechsel der prototrophen Algen eingeschaltet wird.**)

An dieser Stelle möchte ich einer rätselhaften Erscheinung Erwähnung thun, die ich leider nur einmal bei Methylenblaufütterung bemerkt habe. Unter Deckglas kann man lebende Exemplare, namentlich in den Randpartien, selbst mit starken Trockensystemen bequem und lange beobachten. An dem betreffenden Tiere habe ich am Rande der Scheibe, zwischen den gleichmässig schlagenden Cilien blaue, der Cuticula anhaftende Pünktchen gesehen, die sich bei eingehender Betrachtung als winzige, etwas glänzende Tröpfchen erwiesen und den Eindruck machten, als ob sie aus dem Epithel herausperlen würden. Sie liessen sich nicht mit der lichtbrechenden Substanz der grossen Kugeln direkt vergleichen, da sie viel blauer waren als die öliggrauen Glanzkörper. Eher erinnerten sie an äussere, bei Protozoen beschriebene Exkrettropfen; letzthin hat Prowazek ein *Pleuronema* abgebildet (1. Taf. IX, Fig. 3), an dessen Oberfläche zierliche Reihen verschieden grosser Exkrettröpfchen zu sehen sind und durch ein intensives Rot des im Medium gelösten Farbstoffes auffallen. Ich glaube, dass bei Trichoplax der nämliche Vorgang sich abspielte und möchte ihn sowohl bei *Trichoplax* als bei den Infusorien als eine pathologische Störung in dem regelmässigen Stoffwechsel auffassen. Die zierliche Anordnung der Exkretperlchen und die Abstufung in deren Grösse bei Infusorien würde ich auf entsprechend geordnete lokale Struktureigentümlichkeiten der Pellicula zurückführen.

*) Aus dem Inundationsgebiete der Weichsel.

**) Auch die Entleerung der Glanzkugeln bei Amöben erinnert an das plötzliche Einsinken und Verschwinden der Exkretkugeln bei *Trichoplax* (vgl. Greeff, 2).

Für die assimilierende und ausscheidende Thätigkeit des Parenchyms spricht ausserdem noch der Umstand, dass bei geschwächten, in einem ungünstigen Milieu lebenden Exemplaren, z. B. nach längerem Verweilen im hängenden Tropfen eines Objektträgeraquariums gerade in der mittleren Körperschicht verschiedenartige Krystalle zusammenschiessen, was sich am leichtesten durch die gestörte physiologische Thätigkeit der Zellen erklären lässt. Die Natur und selbst die Form dieser Krystalle lässt sich am lebenden Tiere nicht leicht ermitteln. Die Gewebe sind zu wenig durchsichtig und nur an etwas gepressten Exemplaren, wenn die Wasserschichte langsam verdunstet und der Druck des Deckglases wächst, lassen sich winzige Krystalle als spärlich zerstreute Gewebseinschlüsse im Parenchym wahrnehmen. Wenn nun die Vergänglichkeit des frischen Gewebes eine genauere Untersuchung jener krystalloiden Körperchen nicht gestattet, so bleibt es anderseits fraglich, ob Krystalle, welche ab und zu in fixierten und gefärbten Präparaten auftreten, dem Organismus angehörten oder durch chemische Behandlung hervorgerufen wurden. Einige Fälle mögen auch hier kurz erwähnt werden, obwohl es sich hierbei um Einzelheiten handelt, welche ausserhalb unseres Interesses liegen. In zerzupften Parenchymzellen eines mit Goldchloridkalium und Hämatoxylin behandelten Exemplars waren neben isolierten, breiten, anscheinend unregelmässig gebildeten Krystallen auch grössere Rosetten radial angeordneter Säulchen zu finden; jene waren von glasheller Beschaffenheit, diese hatten einen leicht violetten Anflug aufzuweisen (Taf. II, Fig. 9a und b). Ein anderes Mal machten sich in einem in Salpetersäure fixierten und mit Bleu de Paris (anilinblauen Natriumsalzen der Sulfonsäure) in toto gefärbten Präparate feine prismatische Säulchen bemerkbar, die parallel nebeneinander lagen (Fig. 9c). Auch nach der Tinktion mit pikrokarminsaurem Ammoniak waren hie und da krystallinische Einschlüsse zu sehen. Wie es scheint, befanden sich die Krystalle stets im Cytoplasma.

Neben dem Stoffwechsel steht die Kontraktilität des *Trichoplax* in engster Beziehung zum Parenchym. Obwohl hier keine Muskelschichten im Sinne v. Graffs zur Differenzierung gelangen, so fehlen doch keineswegs zarte, ursprüngliche Muskelfasern, welche besonders in spindelförmigen, schmalen Zellen gebildet werden. Solche spindelförmigen, zum grössten Teil dorsoventral verlaufenden Zellen sind jedoch keine echten Myoblasten und lassen sich nicht mit Muskelzellen höherer Tiere vergleichen. Sie stellen vielmehr eine niedrigere, ältere, histogenetische Stufe vor, der noch sehr unvollständig durchgeführten Arbeitsteilung entsprechend, die in den Geweben des *Trichoplax* zu Tage tritt. Jedenfalls wird man in den mit Exkretionskugeln und anderen Einschlüssen belasteten Parenchymzellen weit schwächere Fäserchen und auch diese nur in fadenförmigen Ausläufern der Zellen finden, als in den schlanken Zellen, die sich augenscheinlich an dem Geschäfte des Stoffwechsels nur wenig beteiligen. Im Cytoplasma der letzteren kommt in der Körnchengruppierung überall die Tendenz zum Ausdruck, spongioplasmatische Längsfasern zu bilden, so dass diese Zellen mitunter thatsächlich das Aussehen von ganz jugendlichen Muskelzellen gewinnen (Taf. II, Fig. 3). Selbst in solchen primordialen Myoblasten sind bei *Trichoplax* sehr oft neben dem Kerne verschiedene, stark tingierbare, beim Stoffwechsel entstehende Körper wechselnder Grösse, von winzigen Körnchen bis zu kerngrossen, zu beobachten, woraus erhellt, dass auch diese Zellen verschiedenartige Dienste zu leisten haben; je stärker jedoch die faserige Plasmastruktur in den Vordergrund tritt, desto seltener und unbedeutender werden die Exkretionskörnchen. Demgemäss haben wir hier eine Vorstufe von Muskeln als Elementarorgane vor uns, insbesondere eine Vorstufe glatter Muskeln. Nicht nur die Elementarfibrillen mit den Mikrogranulis als „funktionell-strukturellen" Plasmaverdichtungen, auch das sonstige Cytoplasma ist hier kontraktil und zwar in hohem Masse; die ganze Zelle ist noch aktiv geblieben. Durch diese, auch den Epithelien des *Trichoplax* zukommende Kontraktilität allein lässt sich der so oft eintretende explosive Zerfall des Tieres erklären. Dies bezieht sich vor allem auf das Epithel der Bauchseite. Seine zylindrischen Zellen sind proximal zumeist in dünne Fortsätze ausgezogen, die sich mit den Parenchymzellen verweben und sich jedenfalls an der häufigen Formveränderung der Körperscheibe beteiligen.

Die Granulafibrillen sind am besten am fixierten Gewebe zu sehen, mit nachträglicher Tinktion. Aber auch an Quetschpräparaten von vital mit Alkaliblau gefärbten Stücken kann man die muskulösen Elemente mit aller Sicherheit unterscheiden. Irrtümliche Ausdeutung gewisser Bilder hat ja bekanntlich zur Annahme einer mehrschichtigen, kreuzweise übereinandergelagerten Muskulatur geführt, welche dem Hautmuskelschlauche niederer Würmer entsprechen sollte.

Die ungleichmässige färberische Abtönung einzelner Parenchymzellen ist nicht etwa auf eine thatsächliche Verschiedenheit zurückzuführen, sondern hängt hauptsächlich von dem Kontraktionsgrade der Zellen im Momente der Fixierung ab, wie dies bereits von Kölliker für die Schrumpfungsstadien der Zellen hervorgehoben wurde. Durch heftige Kontraktion beim Absterben kann sehr leicht das ganze Gefüge des inneren Gewebes gelockert und der Zusammenhang der Zellen aufgehoben werden (Taf. II, Fig. 11).

Neben den oben besprochenen, ölartigen Exkretionskugeln treten im Parenchym des Trichoplax als ein sehr bemerkenswertes Element dieser Gewebsschicht und als eine der auffallendsten Eigentümlichkeiten dieses Organismus gelbbraune Knollen auf, die ebenfalls sehr verschiedene Deutung erfahren haben. In zwanglosen, aber ziemlich regelmässigen Abständen sind sie im Parenchym, scheinbar zwischen den Exkretionstropfen verteilt und bei Betrachtung mit schwachen Systemen verleihen sie der Gesamtfärbung des Tieres einen graugelblichen Ton, der sich stellenweise, z. B. an der Peripherie (Taf. I, Fig. 1), stark verdichtet, stellenweise schwächer wird. Thatsächlich sind die gelbbraunen Knollen manchmal streckenweise gar nicht zu finden, während sie im Umfange der Scheiben zu einem ziemlich breiten Kranze zusammentreten. Nach der richtigen Darstellung Schulzes liegen sie etwas tiefer im Parenchym als die Exkretionstropfen, fast in der Mitte der Körperhöhe (Taf. II, Fig. 10), scheinbar frei im Schizocoel, zwischen den Zellen, in der Wirklichkeit jedoch ausnahmslos intracellulär. An glücklich verfertigten Quetsch- und Zupfpräparaten kann man sich davon stets überzeugen. Bei gewissen Fixierungsarten hingegen, mittels Salpetersäure oder Platinchlorid, werden die Umrisse der betreffenden Zellen grösstenteils unkenntlich und falsche Verhältnisse werden vorgetäuscht. (Vgl. Taf. III, Fig. 2 5.)

Die Grösse der Klümpchen ist sehr variabel und relativ bedeutend bis zu 13 μ. Anderseits ist sie vom Alter und Umfang der Tiere unabhängig, so dass man in kleinsten Scheiben sehr grossen Knollen begegnet, wie dies bei der Fortpflanzung des *Trichoplax* durch Teilung nicht anders möglich ist. In vollkommener Ausbildung sind sie länglich oval, bräunlich oder grünlich gelb, an der Oberfläche runzelig, wie aus kleinen unregelmässig geformten Körnern zusammengesetzt (Taf. II, Fig. 18). Bei tiefer Tubuseinstellung sieht man das Innere stark beschattet oder intensiver gefärbt, wodurch die Zusammensetzung aus gesonderten Teilchen an Deutlichkeit gewinnt.

Histotechnisch sind sie wenig zugänglich. Bei Vitalfärbungen mit Methylenblau bleiben sie ungefärbt. Auch Azofarbstoffe wirken wenig. Durch Metallsalze werden die Knollen verdunkelt oder geschwärzt. Mit Überosmiumsäure fixiert und mit starker Safraninlösung oder mit Glycerinhämatoxylin Delafields behandelt, färben sie sich dunkelviolett.

Mein Material war zu gering, um die Natur dieser Zellorganoide experimentell festzustellen. Ausgeschlossen ist es nicht, dass wir in diesen Gebilden Stoffwechselprodukte wie die Ölkugeln, z. B. oxalsaure Salze, vor uns haben. Das Meiste spricht indessen dafür, dass sie als symbiontische, pflanzliche Wesen aufzufassen sind. Algenartige Symbionten sind in verschiedensten Tiergruppen verbreitet. Die im Habitus und in der Lebensweise dem *Trichoplax* nicht unähnlichen acoelen Turbellarien erscheinen in gewissen Arten ganz grün durch die chlorophyllhaltigen, unter der Haut schichtweise eingelagerten Algenzellen. Am genauesten wurden jene Algen bei einigen Acoelen von Haberlandt (1) untersucht. Dort sind es hautlose Zellen, aus Chloroplasten und rundlichen, in Stärkekörnerhülle eingeschlossenen Pyrenoiden zusammengesetzt, deren kleine, abgelöste Partikelchen von dem Wirte verzehrt werden, oder

gelöste, osmotisch aufzunehmende Assimilate liefern. Ähnlich dürften auch diese, in ganz besonderer Weise angepassten Organismen im Parenchym des *Trichoplax* als Assimilationsgewebe wirksam sein. Ob sie dem entsprechend Assimilate, z. B. Stärkekörner, liefern, konnte ich nicht feststellen, weil mir der Versuch mit der Jodreaktion misslang. Der Bau wäre mit den Bewohnern der Acoelen nicht identisch, wie er auch mit keiner von Géza Entz und Brandt beschriebenen echten Alge übereinstimmt, aber ein symbiontisch an einen bestimmten tierischen Organismus angepasstes Wesen wäre nur phylogenetisch von echten Algen ableitbar, während es sowohl morphologisch als physiologisch von der Beschaffenheit und Physiologie des bewohnten Gewebes abhängen muss. Auch an gegenseitiger Anpassung kann es niemals fehlen. Hieraus erhellt die Unabweislichkeit sehr weitgehender Eigentümlichkeiten in beiderlei Richtungen in jedem einzelnen Falle. Bei positiv phototaktischen Würmern sind die Algen grün, beim *Trichoplax*, der sich in dieser Beziehung ziemlich indifferent verhält, wären es fucocyaninfärbige Xanthochlorellen. Ein genauer Vergleich mit Xanthochlorellen anderer Tiere scheint jede andere Deutung auszuschliessen. Die von Haberlandt untersuchten Algen, welche den Schutz des Acoelenkörpers geniessen, liefern als prototrophe Organismen ihren Wirten die einzige Nahrung; jene Turbellarien sitzen dichtgedrängt an hell belichteten Stellen der Aquarien dicht unter der Wasseroberfläche und nehmen gar keine Nahrung von aussen auf. *Trichoplax* scheint nicht so ausschliesslich an seine Xanthochlorellen angewiesen zu sein, seine sonstige Nahrung würde ihm jedoch nicht genügen; auch darin sehe ich ein schwerwiegendes Argument für die Algennatur der in Rede stehenden Knollen. Selbst die kranzförmige Anhäufung derselben an der Körperperipherie lässt sich zwanglos erklären; es wäre dies eine oxygenotropische Zone, ähnlich derjenigen bei Trochophoralarven echter Anneliden, wo sich die Xanthochlorellen am Wimperring gruppieren.

In Bezug auf eine im Habitus und in der Bewegung dem *Trichoplax* auffallend ähnliche Form, die Amöbine *Pelomyxa*, möge daran erinnert werden, dass auch bei ihr von Bourne (1) kleine mit chlorophyllführendem Stroma versehene Bläschen beschrieben wurden und als symbiontische Pflanzen aufzufassen sind.

Den Ursprung und die Entwicklung der Algen konnte der citierte Botaniker Haberlandt bei grünen Acoelen nicht ermitteln. Bei *Trichoplax* ist die Körperscheibe direkt teilbar und deshalb sind sämtliche Exemplare mit Xanthochlorellen inficiert. In mehreren Fällen liess sich das Wachstum der Symbionten innerhalb der Zelle nachweisen und verfolgen. Jede Knolle ist offenbar aus einzelnen physiologischen Individuen zusammengesetzt. In manchen Zellen waren nur ganz wenige derartige Körperchen vorhanden. Ihre Zahl wächst nach und nach bis zu der oben angeführten Maximalgrösse der Gesamtkolonie. Ferner glaube ich mit Sicherheit angeben zu können, dass junge Stadien (ob überall?) in einer Vacuole eingeschlossen sind; bei grösseren verschwindet die Algenvacuole und die Knollen scheinen unmittelbar in das Zellenplasma eingebettet zu sein (Taf. II, Fig. 19 und 20). Es ist aber unbekannt, was mit reifen Kolonien geschieht: ob sie nach und nach zerfallen und vom Cytoplasma resorbiert werden? An Exemplaren, die in Formol fixiert wurden, einem in seiner Wirkung dem Platinchlorid ähnlichen aber für den Fall weniger günstigen Fixierungsmittel, nahmen sich die Knollen mehrfach so aus, als ob sie im Zerfall begriffen wären; es wäre dies jedoch auch der Einwirkung des Formol zuzuschreiben. Man könnte übrigens fragen, ob die geschilderten Stadien mit wenigen Einzelknollen nicht etwa Verdauungsstadien bedeuten und die Algenvacuolen Verdauungsvacuolen seien. Das Aussehen der Knollen schliesst jedoch eine solche Annahme geradezu aus. Manchmal zeichnen sich kleinere Algengruppen durch ein besonders intensives, rein gelbes Kolorit aus.

Es erübrige nur noch einige Worte über das selbständige Fortkommen der Xanthochlorellen zu sagen. Es giebt vorzugsweise unter den in Protozoen lebenden Algen Formen, welche ihren Wirt überleben, im Wasser fortkommen und nach den Angaben Szewiakoffs, Famintzins u. A. sich sogar rege fortpflanzen. Algen, die in acoelen Turbellarien vorkommen, haben diese Selbständigkeit bereits

eingebüsst; sie sterben mit den Würmern ab. Häufchen toter Convoluten bleiben noch einige Zeit grün; nach und nach zerfällt jedes Pyrenoid in lose Körnchen und die Organismen gehen hilflos zugrunde. Ähnliches gilt von den Symbionten des *Trichoplax*. Ihren Wirt überleben sie nur ganz kurze Zeit. Bald fallen sie auseinander und werden unkenntlich. Auch diese Erscheinung hängt von der Besonderheit des *Trichoplax* ab. Der Körper des absterbenden Tieres zerfliesst unter Hernienbildung ungemein rasch. Durch heftige Kontraktionen gehen auch die Zelleinheiten auseinander. Man kann beobachten, wie infolgedessen schon während dieses Prozesses die eingeschlossenen Klumpen auseinandergezerrt werden und noch im Leibe des Tieres zerbröckeln. Absterbende Convoluten bleiben dagegen ruhig am Grunde des Aquariums liegen und werden erst durch die eintretende Verwesung zerstört.

Zum Schlusse mögen noch einige gelegentliche histologische Funde erwähnt werden, die sich ebenfalls auf das Parenchymgewebe beziehen.

In Quetschpräparaten aus Osmiumsäure waren Einschlüsse oder Konkremente zu sehen, die sich von den bisher beschriebenen wesentlich unterscheiden (Taf. II, Fig. 8). Es waren einzelne, paarige oder zahlreicher zusammengefügte Körperchen von ausserordentlicher Kleinheit (die grössten massen im Durchmesser bis 0·0022 mm). Die Gestalt war unregelmässig sphärisch, rund bis ausgestreckt oblong. Sie waren ziemlich farblos und durchsichtig, hie und da im Innern hellgelblich mit hyaliner Aussenschicht. Zahlreicher waren sie in der Randzone der Scheibe anzutreffen. Als Nahrungsbestandteile sind sie wohl nicht zu beanspruchen; eher als eine besondere Art von Exkretionseinschlüssen.

Bei *Treptoplax* wurden Gebilde angetroffen, welche mit denen von *Trichoplax* verwandt sein dürften (Taf. II, Fig. 24). Wenigstens ist die Gestalt und die Art der Zusammenfügung der beiden abgebildeten Körperchen fast identisch. Sie sind von einer Hülle umgeben, deren Konsistenz gegen die Innenfläche zunimmt. Möglicherweise entspricht diese Hülle der äusseren Schicht der gelblich angeflogenen Stückchen. Die letzteren wurden bei Anwendung stärkster Kompensationslinsen bei Glühlicht beobachtet und gezeichnet.

In mehreren mit schwacher bis 20prozentiger Salpetersäure behandelten *Trichoplax*exemplaren traten andere Körperchen auf, deren Lage möglicherweise intercellulär war; das betreffende Parenchym war in ihrer Nähe nicht gut genug erhalten. Sofern sie sphärisch sind, erinnern diese konkrementartigen Gebilde eher an fixierte Ölkugeln. Sie waren braun gefärbt, gegen die Mitte zu heller und gelblich. Ohne ihre Bedeutung auseinanderzusetzen, will ich mich auf den Hinweis beschränken, dass sehr ähnliche, wenn nicht die nämlichen Gebilde von Monticelli bei *Treptoplax* gefunden wurden. Man möge sie miteinander nach den Figuren 21 und 23 (Taf. II) vergleichen. Der bedeutendste Unterschied besteht in der scharfen Schichtung, welche Monticelli in seine beiden Zeichnungen eingetragen hat. Seine Skizzen sind jedoch nach einem Osmiumexemplare angefertigt, während ich mit der Wirkung von Salpetersäure zu rechnen hatte; es ist daher leicht möglich, dass meine Objekte weniger scharf differenziert gewesen wie diejenigen Monticellis. Auch diese in beiden Organismen gleichmässig entwickelten und unter verschiedenen Lebensbedingungen gebildeten Einschlüsse dürften am ehesten zu dem Stoffwechsel in Beziehung stehen.

Obwohl unsere Untersuchung einige Fragen offen lässt und ganz besonders die Xanthochlorellen eine gründlichere und vielseitigere Erforschung ihrer mutmasslich pflanzlichen Natur erfordern, so haben wir doch die Histologie des Trichoplax eingehend genug kennen gelernt, um sagen zu können, dass er neben dem einschichtigen, äusseren Epithel nur aus einer Art parenchymatösen Gewebes besteht, welches weder entodermal noch mesodermal ist, sondern Eigenschaften dieser beiden Keimblätter in sich vereinigt und überhaupt eine Differenzierung als „Keimblatt“ noch nicht erreicht hat.

C. Biologische Erscheinungen.

In betreff biologischer Erscheinungen erinnert *Trichoplax* in seinem äusseren Habitus und in seinen Bewegungen am meisten an gewisse Sarkodinen *(Pelomyxa)* und an ursprünglichste Strudelwürmer.

Das ruhende Tier ist entweder flach ausgebreitet oder in der Mitte zusammengezogen und die Körperscheibe in der Mitte am dicksten, so dass ein dorsoventraler Schnitt spindelförmig sein würde (Taf. I, Fig. 1 a). An ruhendem Tier kann man partielle, lokalisierte Kontraktionen des Körpers bemerken, welche beim durchfallenden Lichte das Entstehen opaker Fleckchen bedingen (metabolische Kontraktionen Pertys). Die im Inneren und im Ventralepithel liegenden kontraktilen Zellen veranlassen auch dann, wenn das Tier seinen Aufenthaltsort nicht wechseln will, häufige Formveränderungen (besonders bei dem lebhafteren *Treptoplax*). Diese Veränderungen in der Körpergestalt machen einen rein amöboiden Eindruck. Wie bei Amöben sind sie auch hier unregelmässig, unberechenbar, von unbekannten Willensreizen des Tieres abhängig. Bei Amöben sind sie jedoch konformer und vielfach durch die einer jeden Species eigentümliche Pseudopodienform bestimmt. Der Charakter der Bewegung ist aber in beiden Fällen gleich. Denn auch bei den Amöben handelt es sich, soweit meine hauptsächlich an zwei Amöbenarten aus der Weichsel gemachten Erfahrungen reichen, nicht um blosses Dahinfliessen eines zähflüssigen Tropfens im Sinne Rhumblers, sondern um Komplexe von Bewegungen, welche durch willkürliche Körnchenströmungen — Organellen der Cyte — ausgelöst werden. Diese Art von Bewegung ist sehr vielen und sehr verschiedenen niederen Organismen gemeinsam. Sie charakterisiert z. B. viele Turbellarien und bei jungen Larven wird sie in verschiedensten Tierkreisen von neuem erworben. Unter Protozoen ist sie auch unter scharf differenzierten Formen zu finden, wie z. B. bei vielen Heliozoen, besonders zur Zeit der Teilung und Fortpflanzung.

Beim Kriechen wirft die Körperscheibe des *Trichoplax* häufig Falten, vornehmlich am Rande, wie bei Turbellarien. Auch in der Mitte des Körpers und in der Diagonale werden Falten gebildet, insbesondere bei beschleunigter Bewegung.

Schwimmend macht *Trichoplax* wellenförmige Krümmungen und bewegt sich ganz nach Art schwimmender Dendrocoelen, z. B. einer sinkenden Planarie. Niemals schwimmen die Tiere freiwillig. Stets kriechen sie an den Wänden der Aquarien, wobei sie jedes grössere Hindernis zu umgehen trachten. Hierbei werden sie an die Wandflächen der Behälter selbstverständlich durch keine „Tigmotaxis" gefesselt und unterliegen keinem Tigmotropismus. Durch den Strom einer kleinen Pipette werden sie leicht fortgerissen, rollen sich dann gerne zusammen und fallen passiv zu Boden. Auch weiss sich ein von der Unterlage weggespültes und auf die Dorsalfläche fallendes Tier in der nämlichen Weise umzudrehen, wie dies eine Süsswasserplanarie bewerkstelligt. Seine Bewegungen sind dann fast ebenso rasch wie die der Planarien.

Die Vorwärtsbewegung auf Flächen kommt durch den Flimmerüberzug zustande. Bereits Schulze (5) hat darüber das Wesentliche berichtet. Die Wimpern schlagen gleichmässig*) und in fortschreitenden Wellen, ähnlich den Wellen eines im Winde stehenden Getreidefeldes. Die Schnelligkeit der Bewegung jeder einzelnen Cilie habe ich nicht gemessen; sie ist jedenfalls geringer als beim Flimmern der Gaumenhaut des Frosches. Die Bahn des Cilienschlages ist einfach wie bei allen Flimmerepithelien. Die Expansions- und Kontraktionsphasen sind bei sämtlichen Cilien von gleicher Dauer und metachronisch geregelt. Ob dieses Spiel, welches bei gesunden Exemplaren niemals aussetzt, Peripherieausbreitung, respektive Oberflächenspannung der Flimmerhärchen bezweckt und oxygenotropische Bedeutung besitzt (Verworn, 2) erscheint mir zum mindesten fraglich.

---

*) Siehe S. Prowazeks „Protozoenstudien II" (in den: Arbeiten der zool. Institute zu Wien, Bd. XII, 1900). Auf S. 263 sagt der Verfasser: „In analoger Weise (wie bei Monas?) schlagen die stumpfen Cilien des *Trichoplax*, die voneinander unabhängig und nicht wellenartig flimmern." Bezieht sich offenbar auf schwache, absterbende Exemplare.

Die eigentliche Vorwärtsbewegung erfolgt äusserst langsam. Der in einer Minute zurückgelegte Weg beträgt nach Schulze höchstens einen halben Millimeter. Oft ändert ein dahingleitendes Tier die Richtung und beginnt ziemlich unvermittelt sich nach rückwärts zu bewegen. Viele Amöben kriechen rascher, besonders jene, welche keine Pseudopodien ausstrecken. Bei den Amöben, wie *Am. guttula* oder *Pelomyxa palustris*, lässt sich übrigens leichter ein bestimmtes Reiseziel feststellen als bei der oft unterbrochenen, hin und her schwankenden Gleitbewegung des *Trichoplax*.

Die Frage, ob *Trichoplax* heliotropisch ist, erledigt Schulze verneinend. In der That wird man gut thun, beim Suchen nach *Trichoplax* stets alle Wände des Aquariums zu untersuchen. Er sammelt sich auch an beschatteten Stellen an, ebenso unten als in den obersten Wasserschichten. Verhältnismässig häufig findet man ihn auf dem Boden, zwischen feinem Pflanzendetritus; an die Oberfläche des Wassers, wo sich Sarkodinen mit Vorliebe aufhalten, begiebt er sich nie. Im grossen und ganzen ist er häufiger an der Lichtseite und hier häufiger oben, etwa 1 cm unterhalb der Oberfläche als unten und im Dunkeln anzutreffen.

Um die Lebensweise am sichersten kennen zu lernen, habe ich an den Wänden eines kleineren Aquariums (1 l. vol.), in welches die Tiere behufs leichterer Auffindung übertragen wurden, eine besondere Vorrichtung angebracht, mit deren Hilfe einzelne Individuen längere Zeit verfolgt, sogar einige Tage in ihren Bewegungen kontrolliert werden konnten. In einem kleinen Kartonrahmen waren in Abständen von ca. 3 mm feine Fäden ausgespannt, die sich rechtwinkelig kreuzten und ein Netz mit regelmässigen viereckigen Maschen bildeten. Durch Marken, welche den Rahmen stets an dieselbe Stelle des Behälters anzubringen erlaubten und durch genaue, numerierte Felderung des untersuchten Gebietes war es möglich, sowohl die Gestalt der Scheiben als den zurückgelegten Weg stündlich zu verzeichnen. Die auf Taf. IV beigelegten Skizzen besagen nicht, dass die Tiere wirklich in der eingezeichneten Verdichtung nebeneinander lebten; es wurden interessantere Fälle aus zwei verschiedenen Aquarien zusammengestellt und zwar in der Weise, dass die Tageszeit für sämtliche Tiere dieselbe ist.

So liess sich vor allem feststellen, dass sich junge (kleine) und ausgewachsene Exemplare in ganz gleicher Weise benehmen; es wäre denn, dass die jungen etwas schneller kriechen als grosse Tiere. Wenn man beispielsweise die zwei sehr grossen Individuen, die sich um 8 Uhr morgens in den Maschen IV 2 und I 9 (Taf. IV, Fig. 1) befanden, in Betracht zieht, so kann man sich überzeugen, dass sie sich langsam in einem sehr engen Kreise bewegten und, trotzdem sie ihre Gestalt und Stellung oft wechseln, abends annähernd an derselben Stelle wie morgens wiederzufinden waren. Zugleich bemerkt man, dass gewisse Exemplare sich sehr lebhaft pseudopodienartig strecken und lange, mitunter schmal gestielte Fortsätze aussenden (wie Fig. 1, Masche I. 6–7, Fig. 2, Masche I–II 6, Fig. 4, Masche III 25), während bei anderen die Konturen des Körpers nur unbedeutend variieren. Das Individuum in Fig. 1, Masche IV—V 11, war um 10 Uhr vormittags in eine Schleife umgewandelt, welche tagsüber nicht nur ihre Gestalt, sondern auch ihre Lage unablässig änderte. Die Schleifenform ist im allgemeinen mobiler als die Scheibenform, verbleibt aber gerne innerhalb eines eng begrenzten Bezirkes. Bei Tieren, welche ihren Aufenthaltsort offenbar wechseln wollen und weitere Strecken zurücklegen, wird der Wechsel der Gestalt ziemlich aufgehoben und der Körper verbleibt scheiben- oder stäbchenförmig (vgl. Taf. IV, Fig. 4—6, Maschen VI 14–15, V 14 und IV–V 12–13). In Fig. 6 wurde bei einigen Individuen der während eines Tages zurückgelegte Weg als gelbe Linien eingezeichnet. Man sieht, dass die Wege mehrfach zickzackartig verlaufen, wobei die Gleitrichtung sogar unter scharfen Winkeln abgeändert wird. Junge, durch Teilung entstandene Exemplare sind es, deren Weg zumeist gerade verläuft und die sich von ihrem Entstehungsorte am weitesten entfernen; eine Erscheinung, die auf das Bedürfnis räumlicher Verbreitung zurückzuführen wäre.

Bei niedriger Temperatur wird die Beweglichkeit des Tieres sistiert, nach Schulze bei 5° C. Die hier in Rede stehenden Exemplare befanden sich in zwei Aquarien, von denen das eine in dem

Aquarienraume des Clausschen Instituts mit durchschnittlicher Temperatur von 10—12° C. stand und ca. 9° C. Wassertemperatur besass, das andere befand sich in meinem Arbeitszimmer mit durchschnittlicher Temperatur von 20° C.

Bei seiner höchstwahrscheinlich saprophytischen Ernährungsweise verbleibt *Trichoplax* auf derselben Stelle anscheinend so lange, bis er alle vorhandenen Nährstoffe aufgenommen hat. Es ist dies kein Abweiden des Terrains im eigentlichen Sinne des Wortes. In den Geweben des Tieres wurden ja fremde Körper, Nahrungsbestandteile niemals aufgefunden. Es ist auch bekannt, dass *Trichoplax* beim Kriechen die mitunter stark mit Algen und sonstigem Detritus beschmutzten Aquarienwände nicht reinigt und dass lebende oder abgestorbene organische Substanz, z. B. Algenfädchen, nach Berührung mit dem Tiere unverändert bleiben. Der Umstand, dass sich die Tiere mit Vorliebe an schleimigen Glaswänden aufhalten, dürfte darauf hinweisen, dass sie nach Art chlorophyllfreier Pflanzen die im Wasser gelösten organischen Substanzen, also flüssige Nahrung aufnehmen. Das Wasser ist besonders in Aquarien mit Zersetzungsprodukten abgestorbener Organismen geschwängert. In der Nähe des angehäuften Detritus würden z. B. Kohlenstoffverbindungen mit 9 Atomen, Tyrosin, von der Milchsäurenreihe Leucin, Amidocapronsäure, vielleicht direkt resorbierbare Verwesungsstoffe in Betracht kommen. Mehrere Umstände sprechen für die Richtigkeit dieser Annahme.

So gehören — unter anderem — zu den merkwürdigsten Eigentümlichkeiten des *Trichoplax* bruchsackartige Ausstülpungen des Körpers. Es wird zuweilen an einer beliebigen Stelle der Körperscheibe eine runde, knopfförmige oder ringförmige Falte gebildet, welche verschieden grossen Umfang haben kann, worauf sie sich allmählich in eine blasenförmige Ausstülpung verwandelt, welche in extremer Ausbildung so gross werden kann, dass sie nicht mehr aufrecht getragen wird, sondern sich neigt und wie ein gestielter Glastropfen aussieht (Taf. I, Fig. 2a und 3a). Äusserst ähnliche Aussackungen am Körperrande hat Greeff bei *Pelomyxa* beschrieben. Hier werden aber die Aussackungen nicht bloss durch die obere Partie des flachen Körpers, sondern durch die ganze Körperscheibe bewerkstelligt, indem sie sich stark dehnt, infolgedessen dünner wird und ein bruchartiges Säckchen zu stande bringt. Ein solches Säckchen ist demnach hohl und mit der Öffnung stets gegen die Unterlage gerichtet. Diese Gebilde, die sonst ganz rätselhaft bleiben müssten, können wir nur in der Weise erklären, dass sich das Tier im Bedarfsfalle Reservoire bildet, um mit resorbierbaren Stoffen besonders reich durchsetztes Wasser aufzuspeichern.

Diese Eigentümlichkeit hätte somit eine ausschliesslich physiologische Bedeutung. Sie steht aber gewiss in gar keinem Zusammenhange mit der endogastralen, enterischen Ernährungsweise einer Gastrula, wie dies vielleicht die Anhänger der Gastraea-Hypothese behaupten würden. Im Inneren der Bruchsäckchen sind niemals Fremdkörper angesammelt, was sonst notwendigerweise der Fall werden müsste. Daher kann ich mir auch die vom Monographen des *Trichoplax* erwähnte Verdauung zwischen zusammengelegten Körperfalten nicht recht vorstellen (Schulze, 5). Aneinandergelegte Falten, wie sie bei beunruhigten Tieren öfters vorkommen und an aufgestörte, klappenförmig sich zusammenlegende Opalinen besonders lebhaft erinnern, haben sicherlich mit dem Geschäfte der Ernährung nichts gemeinsam. Die Beschaffenheit des ventralen Körperepithels lässt übrigens eine solche Annahme nicht zu. Auch Mečnikoff, der im Jahre 1883 von Claus den Vorschlag erhalten hat, den *Trichoplax* des Wiener Institutes zu untersuchen, hat ebenfalls von einer derartigen äusseren Verdauung nie etwas gesehen und war geneigt zu glauben, dass dieses Tier bloss Flüssigkeiten zu sich nimmt (Mečnikoff, 2, p. 154). Ich möchte hier auch bemerken, dass andere, im Wasser lebende Organismen, ebenfalls im Stande sind nur von Nährflüssigkeiten zu leben, wie z. B. *Spongilla lacustris*.

Die Art und Weise, wie neutrale, dem Seewasser beigemengte Farbstoffe, in die Gewebe des *Trichoplax* aufgenommen werden, spricht desgleichen dafür, dass es sich bei diesem Organismus lediglich um Aufnahme flüssiger Nahrung handeln kann. Die Farbstoffe, z. B. Methylenblau, werden von ihm so

gut vertragen, dass man nach und nach das ganze Wasser im Aquarium intensiv blau färben kann, ohne dass es den Tieren irgendwie schaden würde. Bei vital gefärbten Tieren wird man sich stets am leichtesten überzeugen, dass jedes feste Teilchen, welches durch die Cilienbewegung herbeigestrudelt wurde, durch die Cilien selbst vom Körper ferngehalten und so lange an der flimmernden Oberfläche geschoben wird, bis es endlich an den Rand gelangt und weggestossen wird.

Für die Aufnahme bloss flüssiger Nahrung spricht des weiteren die Thatsache, dass sich die Scheiben niemals freiwillig an grünen Pflanzen aufhalten, sondern lieber Flächen mit abgestorbener Vegetation zum Aufenthaltsorte wählen, z. B. eine mit Resten *Licmophora*artiger Diatomeenstöckchen reich bedeckte Glaswand.

Anderseits scheinen Tiere, welche in sehr reinen Behältern isoliert aufbewahrt werden, nicht zu hungern; weder in der Variierung der Gestalt, noch in der Beweglichkeit lässt sich irgend ein Unterschied nachweisen. Dies wäre aber kaum möglich, wenn sie von ihren wahrscheinlich prototrophen Symbionten keine Assimilationsstoffe erhalten würden.

Obwohl die Scheibenform spontan in eine bandförmige Gestalt übergehen kann, so lassen sich dennoch gewisse Perioden konstatieren, wo sich die Mehrzahl der Exemplare in geschlängelte Bänder umformt. Die Bedingungen, unter denen diese Wandlung geschieht, sind noch zu eruieren. Schulze hat die Periode in seiner ersten Mitteilung in die Herbstmonate verlegt, in seiner Monographie bezeichnet er den Monat Januar als die Zeit der Bändergestalt und der Fortpflanzung, da man nachher zahlreichen kleinen jungen Individuen in den Aquarien begegnet. Schulze macht diese Formerscheinung von der Jahreszeit und von der Temperatur abhängig. Ich selbst habe die zahlreichsten Bänder im Monat Februar gesehen. Angesichts dieser Differenzen in der Zeit würde ich eher an einen angestammten Rhythmus im Lebenslaufe des *Trichoplax* glauben, so dass nach Ablauf etlicher Monate dieselben Erscheinungen bei den in einem Behälter gemeinsam lebenden Tieren wiederkehren. Dieser Rhythmus wäre jedoch bei den gezüchteten Tieren durch die unnatürlichen Bedingungen des Lebens in Aquarien notwendigerweise in mehrfacher Richtung modifiziert, so dass er in verschiedenen Aquarien je nach der Temperatur, der Zusammensetzung des Wassers u. dgl. anders verlaufen muss. Auch der Grad der Durchlüftung der Aquarien wird ihn wesentlich modifizieren.

Die Bänder entstehen auf sehr mannigfaltige Weise und sind selbst variabler und mobiler als scheibenförmige Individuen. Zuweilen wird nur die eine Hälfte des Körpers bandförmig ausgezogen, während die andere ihre Scheibenform vorläufig behält. Zuweilen beginnt sich ein vollkommen entwickeltes Band an seinen beiden Enden aufs neue zusammenzuziehen und in die Scheibenform zurückzukehren, so dass das ganze Tier hantelförmig oder biskuitförmig wird. Ein einziges Mal sah ich das Ende des Bandes in einen langen, subtilen, fast fadenförmigen Fortsatz übergehen (Taf. I, Fig. 4). Es wäre von Interesse, zu eruieren, wie sich die Gewebe in solchen zarten Ausläufern verhalten. Flimmerhaare haben jedenfalls auch an dem erwähnten Fortsatze nicht gefehlt.

Die bandartige Verlängerung des Körpers ist gewissermassen ein Vorbereitungsakt zur Fortpflanzung durch Teilung. Der Vorgang wurde bei einem in der Masche II. 20 des Orientierungsrahmens (Taf. IV, Fig. 1) befindlichen Bande genau verfolgt. Das Band schlängelte sich langsam aber unablässig, kam aus der Masche II. 19 in die II. 21, dann wieder zurück durch II. 20 in I. 19 (Fig. 6), worauf es sich, von den Endpunkten angefangen, scheibenförmig zusammenzog, in der Mitte dünner wurde und nach Zerreissung der immer zarter werdenden, mittleren Gewebsbrücke in zwei Teile zerlegte, die sich bald zugerundet haben und als zwei neue Scheibentiere ruhig nebeneinander sassen. Die Teilung vollzieht sich somit in gewöhnlicher, mechanischer Weise, ohne Regeneration, wie etwa bei amitotisch ihren Kern zerschnürenden Amöben. Die Wunde an der Zerschnürungsstelle, die ohnehin sehr klein ist, ver-

schwindet spurlos, indem sich die äusserst plastischen Epithelien sofort zusammenschliessen. Man kann hier folglich von einer echten Architomie im Sinne F. Wagners reden. Ansonst kennt man im Gebiete der Vielzelligen nur die als „Paratomie" bezeichnete Halbierung mit Regeneration (des Kopf- und Hinterteiles).

Auch im Verhalten der Gewebe bei der Teilung lassen sich Unterschiede zwischen *Trichoplax* und niederen Tieren, z. B. Turbellarien, herausfinden. Ein ausgewachsenes *Microstomum* teilt sich in der Weise, dass die Haut zuerst nachgiebt und die neuentstandenen Individuen eine Zeit lang mittels eines Streifens der Parenchymgewebe im Zusammenhange bleiben. Beim *Trichoplax*, sofern ich die Teilung mit einem Triplexsystem des Zeissschen Präpariermikroskopes verfolgen konnte, werden alle Gewebe auf einmal auseinandergerissen; in dem schmalen Körperstreifen der Teilungsstelle waren noch die grauen Fleckchen der Ölsubstanz zu sehen (vgl. Wagner, 1. Taf. 22, Fig. 20 a, b).

Es erhebt sich die Frage, ob die Teilung nur nach Ausbildung der Bänder erfolgt oder auch sonst bei scheibenförmigen Exemplaren einzutreten pflegt. Bei der Seltenheit des Schauspieles der Teilung an sich kann ich hier nur einen mit Hilfe des Orientierungsnetzes gewonnenen Anhaltspunkt anführen. Ein grosses, scheibenförmiges, unregelmässig konturiertes Tier (Fig. 3, IV. 18), welches breite, lappenförmige Fortsätze bildete und sich in den letzten 2 Stunden ungefähr um 3 mm an der Glaswand verschoben hat (12 Uhr vormittags), war um 3 Uhr nicht mehr wiederzufinden; dagegen waren an derselben Stelle zwei neue kleine Scheibenstücke aufgetreten, welche sich vorhin in der hier in Betracht kommenden Nähe des grossen Exemplares nicht befanden. Meines Erachtens haben wir allen Grund, in den kleinen Individuen Descendenten des grossen zu erblicken (siehe Fig. 4, Masche IV. 17 und IV.—V. 17).

Weniger leicht wäre die Frage zu entscheiden, ob die Tiere nach der Periode der bandartigen Verlängerung bloss einmal sich teilen oder den Prozess — möglicherweise mit Überspringung einer neuerlichen Umformung der Körperscheibe — wiederholen. Die letztere Eventualität scheint nicht ausgeschlossen zu sein. Nach der besagten Periode findet man in der That viele, sehr kleine Scheibchen, bedeutend kleiner als wie wenn sie durch einfache Halbierung der gewöhnlich langen Schleifen entstanden wären. Es bleibt hier noch vieles zu untersuchen.

Es ist z. B. nicht bekannt, wodurch ein Individuum unmittelbar veranlasst wird, sich zu teilen. Um die Teilung zu sehen, habe ich mehrere Male ein langes, geschlängeltes Band beobachtet, welches sich scheinbar zu baldiger Hemitomie anschickte, indem es zwei gesonderte Portionen bildete, die bloss durch ein schmales Zwischenstück verbunden waren. Allmählich begann sich jedoch der verschmälerte Teil zu verbreitern, das Band gewann seinen normalen Habitus wieder und verhielt sich nachher in der geschilderten Weise, veränderte langsam die Gestalt seiner Schlingen und setzte seinen vielfach geschlängelten Weg fort.

Halbierende Autotomie ist die einzige Art der Vermehrung des *Trichoplax*. Was das Zahlenverhältnis der Zunahme der Individuen betrifft, wiederholt sich hier dasselbe, was für ciliate Infusorien seit längerem bekannt war: die Zahl der Individuen verdoppelt sich mit jeder Generation. Eine geschlechtliche, wenn auch monogone Propagation vermittels Keimzellen kommt bei unserem Tiere niemals vor. Es hat zwar Haeckel die Ansicht ausgesprochen, dass *Trichoplax* Fortpflanzungsorgane besitzt und dass die in der vorliegenden Schrift als Xanthochlorellen beschriebenen Knollen nichts anderes seien als Klumpen von Spermatocyten; es ist jedoch nicht bekannt, ob Haeckel zu dieser seiner Ansicht im Wege selbständiger Untersuchungen gelangte oder bloss die Angaben F. E. Schulzes im Geiste seiner „Systematischen Phylogenie" erweiterte und korrigierte.

Die meisten Autoren, welche auf den *Trichoplax* zu sprechen kamen, haben erklärt, mit der endgiltigen Einreihung dieses Wesens in das System so lange zögern zu wollen, bis man die geschlechtliche Fortpflanzung bei ihm entdecken würde. Eine rein autotome Propagation eines Polycellulaten müsste befremden. „Es hat etwas Unwahrscheinliches — sagt M. Nussbaum (1, S. 487) — dass eine Form

sich kontinuierlich durch einfache Teilung erhalten sollte." Er sagte das in Bezug auf Opalinen, welche thatsächlich in so mancher Hinsicht an *Trichoplax* erinnern. Ich selbst könnte derartige Bedenken nicht teilen. An einem anderen Orte, in einer Sonderschrift über tierische Fortpflanzungsarten, komme ich auf diese Äusserung eingehend und motivierend zurück. Die Thatsache einer angestammten Autotomie als ausschliesslicher Vermehrungsweise würde ich nur dann als befremdend erklären, wenn sie, wie dies ja bei Opalinen bis jetzt wirklich der Fall ist, die Thatsache einer strengen Inzucht und generativer Isolierung jedes einzelnen Individuums postulieren würde. Für den *Trichoplax* trifft dies jedoch nicht zu und hiermit ist für mich auch jene Schwierigkeit beseitigt.

Um noch den Vorgang der Hemitomie bei *Trichoplax* genauer zu präcisieren, erinnere ich an eine Einteilung Giards (2), wo er zwischen einer ökonomischen — wie bei Turbellarien oder Holothurien *(Synapta)* — und einer reproduktiven Teilung — wie bei Cestoden *(Taenia)* — unterscheidet. Bei der reproduktiven Teilung werden Somite mit ausgereiften Keimzellen (Gonaden) abgetrennt. In welche Kategorie wäre nun *Trichoplax* einzureihen? Ist bei ihm die „Architomie" ökonomisch oder reproduktiv? Ist sie nicht beides zugleich? Die Einteilung Giards schliesst wohl eine Modulation nicht aus.

Neben dem Vorgange der Autotomie habe ich mehrmals — dreimal mit voller Sicherheit — Gelegenheit gehabt zu konstatieren, dass einzelne Individuen miteinander Verbindungen eingehen, indem sie sich einander nähern und nach und nach seitlich verwachsen, worauf das verdoppelte Individuum sich ganz in der üblichen Weise nach einer beliebigen Richtung zu bewegen beginnt und keine Spur von einer Verwachsungsnaht u. dgl. erkennen lässt.

Auch hier erwies sich der Orientierungsrahmen von grossem Nutzen. Nur mit Hilfe dieser Vorrichtung wurde ich überhaupt auf die Möglichkeit einer Concrescenz aufmerksam gemacht. In den Skizzen Fig. a—f (Taf. IV) ist ein solcher Vorgang genau wiedergegeben. Drei kleinere Individuen näherten sich aneinander, zwei von ihnen kamen sodann gegenseitig in flüchtige Berührung (Exemplar α und γ), später jedoch drängte sich das Exemplar β an die beiden heran und eine vollständige Verbindung der Scheiben α und β hat sich nachher sehr rasch vollzogen. Anfangs war noch der Rand von α deutlich zu erkennen, bald darauf glättete sich die Verbindungsstelle aus und die neu entstandene Einheit begann ihre Umrisse durch langsame Verschiebungen des Körpers in der bekannten Weise umzuändern. Der ganze Prozess hat gegen 3 Stunden in Anspruch genommen (zwischen 2—5 Uhr nachmittags). In einen hängenden Tropfen gebracht und mikroskopisch untersucht, war der durch Verwachsung zustande gekommene Amphiont von sonstigen Scheibchen durch kein Merkmal zu unterscheiden. Bald nach der Concrescenz beginnen die Tiere ihren scheinbar planlosen Weg fortzusetzen, ohne eine Ruhepause eintreten zu lassen.

Mit Hilfe des Orientierungsnetzes konnte ich mich in einem anderen Falle — wobei allerdings die Concrescenz nicht unmittelbar beobachtet wurde, jedoch bei der häufigen Kontrolle ohne Zweifel vor sich gehen musste — überzeugen, dass das aus zwei kleineren entstandene Exemplar sich nach einiger Zeit (am nächsten Tage) bandförmig verlängerte und teilte. Dies ist jedoch trotz meiner erhöhten Aufmerksamkeit eine isolierte Beobachtung. Es bleibt mithin unbekannt, ob die Verwachsung stets die Propagation durch Teilung — möglicherweise in zwei oder mehreren, einander unmittelbar folgenden Generationen — einleitet und vorbereitet, oder nur unter besonderen Umständen auftritt.

In meiner 1899 publizierten vorläufigen Mitteilung (Garbowski, 5) habe ich diese bleibenden Verbindungen unter dem Namen vollständiger Konjugation geschildert. Die Bezeichnung war jedoch nicht richtig gewählt. Sie wurde angewendet, um die Vollständigkeit der Verbindung im Gegensatze zu vorübergehenden Kopulationen hervorzuheben. Die Bezeichnung „Konjugation" schliesst jedoch den Begriff einer karyogamischen Verschmelzung in sich ein (vgl. übrigens Lang, 2, S. 18). Für Verbin-

dungen zweier geweblich struierten Individuen ist demnach der Name „Concrescenz" bei weitem passender.

Die Thatsache der Concrescenz dürfte jede Schwierigkeit beseitigen, die man bei der Annahme ausschliesslich autotomischer Vermehrung eines Tieres empfinden möchte. Durch sie wird die Inzucht aufgehoben oder wenigstens in erheblicher Weise eingeschränkt, der Vorteil, welchen andere Organismen bei karyogamischer Fusion ihrer Propagationszellen davontragen, wird hier, wenn auch in einer anderen Weise, erreicht und die Existenz einer Tierform erscheint hiermit gesichert. Abgesehen von einer kaum anzuzweifelnden Beeinflussung des inneren Zustandes der Gewebe der beiden Zygonten, der ja auch bei der Verbindung histologischer Elemente, des Parenchyms, durch Concrescenz in ganz analoger Weise wie bei cytoplasmodischen Fusionen der Zellen bei Einzelligen beeinflusst werden muss, möchte ich in diesem Zusammenhange besonders auf den Mangel einer Längsachse bei der weder radial noch bilateral differenzierten Körperscheibe des *Trichoplax* aufmerksam machen. Dieser Mangel an Differenzierung in der Fläche macht es überhaupt verständlich, dass sich zwei selbständige Exemplare miteinander vollständig verbinden können, ohne eine Desorientierung zu erleiden oder innere Umgestaltung und Anpassung nötig zu haben, wie dies bei karyogamischen Zygoten bei Protozoen stets der Fall ist. Durch die Fusion wird hier das tektologische Gleichgewicht und Symmetrie der Körperarchitektonik nicht tangiert. Wenn sich ein Doppelexemplar des *Trichoplax* nach einiger Zeit in zwei neue Individuen teilt, so ist folglich nicht anzunehmen, dass diese Zerschnürung der Verwachsungsnaht folgt, was ja schon in Anbetracht der Weise, wie hier die Zerschnürung vor sich geht, in hohem Grade unwahrscheinlich, wenn nicht direkt unmöglich wäre, sondern dass sie in einer beliebigen Richtung eingeleitet wird, so zwar, dass die neu entstehenden Individuen keineswegs mit den ursprünglichen, zusammengewachsenen Exemplaren identisch sind, sondern wirklich neu sind und in ihrem Gewebe Elemente des einen und des anderen „Zygonten" in verschiedenem, variablen, vom Zufall abhängigen Verhältnis führen.

Analoge Fälle sind übrigens bei anderen Tiergruppen bekannt. Bei den Flagellaten teilt sich die Zygote oft unmittelbar nach vollzogener Karyogamie mitotisch in zwei Individuen neuer Generation, wobei die Furchungsebene der befruchteten Zelle mit der Kontaktfläche der Zygonten identisch ist; und dennoch sind es nicht dieselben Zygonten, die sich trennen, sondern frisch entstandene, verjüngte Individuen.

Unter Protozoen, deren Propagationsmodus sehr genau studiert wurde, giebt es ebenfalls Gruppen, von denen es dennoch unbekannt geblieben, inwiefern und wie oft sie sich miteinander verbinden, um der schädlichen Wirkung monogoner Propagation entgegenzuarbeiten und vitale Energie der Species rege zu erhalten. Dies gilt beispielsweise von vielen nackten Sarcodinen und von Heliozoen.

Die Vermehrung betreffend, habe ich auch das naheliegende Experiment mit der künstlichen Teilung versucht, welcher Eingriff bekanntlich bei den vielkernigen Opalinen nicht gelingen wollte. Exemplare, welche in hängendem Tropfen an Deckgläschen hafteten, wurden mit einer scharfen Lanzettnadel womöglich senkrecht und in der Mitte durchgeschnitten. Die Schwierigkeit beim Schneiden besteht hauptsächlich darin, dass die Stückchen zumeist am Messer hängen bleiben und erst mit einer zweiten Nadel entfernt werden mussten, was mit einer für den zarten Organismus zu heftigen Alterierung verbunden ist. Wurde jedoch die Durchtrennung glücklich ausgeführt, dann zog sich die breite Wunde bald zusammen, indem sich die oberen und unteren Epithelränder aneinanderlegten und gänzlich verwuchsen. Im Gebiete der schleimigen Wundränder werden viele Cilien vernichtet oder eventuell in das Plasma der verwundeten Zellen zurückgezogen; an deren Stelle werden neue gebildet, die zunächst kürzer und stumpfer sind als die übrigen und etwas anders schlagen, infolgedessen die Flimmerungswelle an der Randkontur unregelmässig wird; erst nachträglich werden die Verhältnisse auch hier ausgeglichen. Die Teilstücke scheinen sodann vollkommen lebensfähig zu sein und lebten in den Mikroaquarien über ausgeschliffenen Objektträgern ebensogut wie die intakten Scheibchen. Aus dem Gelingen des Experi-

mentes ergiebt es sich, dass die sonst bei Polycyten nie vorkommende ökonomisch-reproduktive Autotomie ohne Regeneration (die kleine Reparatur, welche der Organismus an der unter natürlichen Verhältnissen sehr winzigen Wunde vornehmen muss, hat gar keine tektologische Bedeutung) thatsächlich nichts anderes als ein mechanischer Teilungsvorgang ist. Der Organismus braucht keiner besonderen Prädisposition oder stofflichen Vorbereitung, um sich zu teilen. Augmentation und das Mass des Wachstums einerseits, die Zweiteilung anderseits halten sich die Wage und bedingen sich gegenseitig; die Details ihrer Wechselbeziehung wurden im Wege der geschichtlichen Entwickelung normiert.

Das nächstliegende Beispiel eines derartigen Verhältnisses bieten Opalinen. Auch hier liegt der unmittelbarste Anlass zur Teilung in der über die individuelle Norm hinausschiessenden Augmentation. Auch hier sieht man den Organismus keine besonderen Vorbereitungen zu dem Vermehrungsprozesse treffen. Dass bei diesen Ciliaten eine künstliche Zerteilung ohne Erfolg bleibt, ist kein Gegenbeweis; die Ursache liegt weniger in der Natur des operativen Eingriffes als in den besonderen Lebensbedingungen des Parasiten. M. Nusbaum hebt ja die Unmöglichkeit besonders hervor, selbst intakte Opalinen am Leben zu erhalten (l. c. S. 493, 494); im kotfreien Humor aqueus des Frosches gehen die Tiere sehr bald zu Grunde. Was die freiwillige Autotomie derselben anlangt, wäre darauf hinzuweisen, dass sich die Körperscheibe in der Mitte verschmälert und ihre beiden Hälften drehen sich sodann spiralig, senkrecht zu der Teilungsachse, die enge Zwischenbrücke wird schraubenförmig verbogen und erst nachher reissen sich die Teilstücke von einander los (l. c. Taf. XVIII, Fig. 14). Es besteht somit zwischen der Teilung bei *Trichoplax* und *Opalina* ein wesentlicher Unterschied im Mechanismus.

Der Augmentation entgegenarbeitende Hemitomie liefert zugleich einen Beweis für die Ursprünglichkeit dieses Organismus. Es fehlen jedwede Anhaltspunkte, um entscheiden zu können, ob je eine Urform des *Trichoplax* Propagationszellen produzierte oder nicht. Es liegt auch kein Motiv vor, das uns zu der ersteren Annahme zwingen würde. Bei der gegenwärtigen Form erfolgt die Individuation ausschliesslich durch Teilung, welche — was die Grösse, den Zeitpunkt u. dgl. betrifft — durch eine angestammte (primäre) Selbstregulation geleitet wird. Es leuchtet aber ein, dass dieser Vorgang an sich physiologisch zur Erhaltung des Organismus in der Ontogenese nicht ausreichen würde; daher die Concrescenz, wodurch zu der reinen Immortalität der Individuen im Sinne Weismanns das belebende Element der Panmixie hinzutritt.

Der Tod des Tieres erfolgt stets durch vollständigen körnigen Zerfall der Gewebselemente. Derselbe ist offenbar die Folge der ausserordentlichen Kontraktilität des Cytoplasmas und einer noch nicht zum Austrag gekommenen Lokalisation der Empfindungsaccidenz in den Geweben. Beides findet in der spezifischen Beschaffenheit der Zellen sowohl in den Epithelien als im Parenchym seinen Ausdruck. Deswegen ist auch die histotechnische Behandlung der Gewebe so schwer.

Wenn das Tier unter Deckglas langsam abstirbt, platzt zunächst das Tegument des Epithels an zahlreichen Stellen und der Zelleninhalt beginnt hernienartig hervorzuquellen, wie dies z. B. bei verendenden Paramaecien der Fall ist. Nach Verworn (2) wird das Absterben des Plasmas stets von Kontraktionserscheinungen begleitet, wobei die Teilchen den Rest des vorhandenen Sauerstoffes binden wollen und das vacuolisierte Plasma sich zu Körnchengruppen verdichtet, die nach Untergang der Wabenwände in einer schleimigen Flüssigkeit flottieren (Verworn, 4). Durch nachwirkende Kontraktion gelangen in die anfangs hyalinen Hernien des Epithels Bestandteile der Parenchymzellen, zerbröckelte Algenknollen, Glanzkörperchen, hier und da ein epithelialer Kern (Taf. II Fig. 22). Die Cuticula wird wahrscheinlich verflüssigt samt den ihr aufsitzenden Cilien, die sich krümmen und zu schlagen aufhören; ab und zu wird ein grösseres aus dem Zusammenhange losgelöstes Stückchen der flimmernden Körper-

bedeckung durch die herausfliessende Masse fortgetragen. Die exkretorischen Kugeln entleeren sich an Ort und Stelle und bald übergeht das Ganze in einen formlosen Zustand.

Das nämliche Endresultat wird momentan erreicht beim explosiven Zerfall, wie er unter Einwirkung von Reagentien z. B. in Ammoniakdämpfen zu erfolgen pflegt. Fig. 6 auf Taf. III giebt das Bild eines im Seewasser mit Methylenblau und Pikrinsäure behandelten explosiv zerstobenen Exemplares.

. . . .

Die wichtigsten histologischen und physiologischen Befunde, die ich bereits im Februar 1899 im „Bulletin" der Akademie d. Wiss. zu Krakau mitgeteilt habe, lassen sich folgenderweise resümieren:

1. Die bewimperten Körperepithelien sind mit einer mehrschichtigen, von Cilien durchsetzten Cuticula versehen.

2. Das Epithel der Ventralseite, mit der sich das Tier an verwesende Pflanzenteile oder andere Gegenstände anschmiegt, besitzt nicht den Charakter eines verdauenden Epithels, kann somit nicht als Entoderm angesprochen werden.

3. Als Verdauungs- und Bewegungsorgane fungieren einzelne Zellen des lockeren Körperparenchyms. Als Muskeln fungieren insbesondere zarte, spongioplasmatische Fasern, welche in enchymatischen, spindelförmigen, namentlich dorsoventral orientierten Zellen differenziert werden. Die von Graff erwähnten Muskeln entstehen als Artefacta unter Einwirkung gewisser chemischer Reagentien.

4. Das Tier kann von aussen bloss flüssige Nahrung aufnehmen, z. B. verschiedene, beim Zerfall organischer Körper entstehende Verwesungsstoffe.

5. Die ölartige Substanz, die im Körperparenchym in Tropfen auftritt, kommt ausschliesslich intracellulär vor und besteht nicht aus Fettelementen, sondern aus Exkretionsstoffen des Organismus.

6. Gelbbraune Knollen verschiedener Grösse, die ihren Sitz ebenfalls im Parenchym aufschlagen, sind stets in das Cytoplasma einzelner Zellen eingebettet und sind mit grösster Wahrscheinlichkeit als symbiontische Zooxanthellen aufzufassen.

7. Es wurde bei *Trichoplax* ein durch Concrescenz sich vollziehender Konjugationsprozess beobachtet, welcher der mechanischen Hemitomie, einer durch Zweiteilung ohne Regeneration erfolgenden Architomie, vorauszugehen scheint.

8. Ein anderweitiger Fortpflanzungsmodus, wie mittels Knospung, Propagationszellen u. s. w., kommt bei diesem Polycyten nicht vor.

Die aufgezählten Befunde dürften für die Zwecke vorliegender Publikation vollends genügen.

Eine genauere Ermittelung verschiedener histologischer und biologischer Einzelnheiten, unter anderem nähere Details über die Exkretionstropfen, Algenknollen, über das Verhältnis der Concrescenz zu der Fortpflanzung etc. hoffen wir in einer späteren Spezialuntersuchung nachzuholen.

. . . .

II. Abschnitt.

Über Treptoplax reptans Monticelli.

Litteratur über *Treptoplax*: F. S. Monticelli, **1**, **2**.

Für die theoretischen Untersuchungen auf dem Gebiete der Morphogenie ist die Existenz einer der soeben abgehandelten nahe verwandten Tierform von besonderer Tragweite. Deshalb wollen wir hier die wichtigsten Daten über den von Monticelli entdeckten *Treptoplax* kurz anführen.

Im Sommer 1892 hat der Genannte in den Aquarien der Neapler zoologischen Station einen primitiven Organismus, „un essere semplicissimo" entdeckt, welcher habituell an *Trichoplax* in jeder Beziehung erinnert. Das Tier hat dieselbe Scheibenform ohne vorgezeichnete Konturen, lebt in derselben Weise an Krusten aus Diatomeen und mikroskopischen Algen, welche die Aquarienwände überziehen, bewegt sich und verändert seine Gestalt genau so, wie wir es bei *Trichoplax* kennen gelernt haben, und lässt sich dadurch als eine selbständige Form auf den ersten Blick unterscheiden, dass die Dorsalseite von nacktem Epithel eingenommen wird.*) Ein zweiter auf den ersten Blick auffallender Unterschied besteht im Mangel jener durch die ganze Körperoberfläche zerstreuten grünlichbraunen Flecken, welche beim *Trichoplax* durch die in das Parenchym eingebetteten Xanthochlorellen hervorgerufen werden. Sonst giebt es nur histologische Unterschiede.

Der Körper ist ebenso gross, jedoch dicker als bei *Trichoplax* (0·03—0·05 mm).

Das dorsale Epithel ist flach, pflasterförmig, polygonal (Taf. II, Fig. 12). Die sonst unsichtbaren Zellgrenzen wurden einmal am komprimierten Präparate deutlich gesehen. Cilien fehlen.

Das ventrale Epithel ist auch hier zylindrisch, die Zellen stehen dicht gedrängt, jede besitzt eine Flimmergeissel von ansehnlicher Länge, während bei *Trichoplax* die Zellen in basale, gegen das Körperinnere gerichtete Fortsätze ausgezogen sind, die sich mit den Ausläufern der Parenchymzellen verweben, sind sie hier an der Basis durchweg abgerundet und etwas kolbig erweitert. Aber auch hier sind die Zellen nicht gleichmässig lang, sodass die basale Fläche des Epithels nicht wie bei anderen Epithelien eben, sondern durch die vorragenden Basalteile zahlreicher Zellen unregelmässig reliefiert erscheint. Die Kerne sind zumeist proximalwärts verschoben.

Das Enchym besteht aus vielgestaltigen und verschieden grossen Zellen, bei denen sich drei Haupttypen unterscheiden lassen. Die eine Zellenart (7—20 μ) ist mehr oder minder sphaerisch oder in ungenauer Weise polygonal mit stärker oder schwächer als Fortsätze vortretenden Ecken und oft konkaven Seiten (Taf. II, Fig. 14 a). Den anderen Typus repräsentieren schmale, spindelförmige, auch hier dorsoventral verlaufende Zellen; sie verbinden das Parenchym mit dem dorsalen Epithel und bilden somit eine obere Schichte des ersteren. Zwischen ihnen liegen unter dem Epithel in enger Gruppierung kugelförmige Zellen einer dritten Art, ohne Fortsätze und dem Pflasterepithel anliegend (Taf. II, Fig. 13 und 14 b). Sie bilden eine Schicht von aussen sichtbarer, heller oder bläulicher Glanzkugeln, indem sie blasenförmig sind und von einer glänzenden, fettartigen Substanz eingenommen werden. Unter dem Einflusse dieser Exkretionssubstanz kommt das Cytoplasma in den Zellen zum Schwunde und erhält sich nur in geringen Spuren neben den Kernen, welche knopfförmig in das Innere und in die Exkretionstropfen hineinragen. Die Kugeln messen 10—15 μ.

Nach der Darstellung Monticellis (vgl. Taf. II, Fig. 11) besteht das Parenchym aus drei Schichten; die oberste wird von zweierlei Zellen gebildet: den runden mit Exkretionstropfen und den zwischen diese hineingezwängten Spindelzellen; die mittlere und die untere Schicht besteht ausschliesslich aus den sphärisch polygonalen Zellen.

Obwohl der dorsoventrale Durchschnitt von *Trichoplax* und *Treptoplax*, in zwei nach fixiertem Materiale angefertigten Skizzen miteinander verglichen, ziemlich erhebliche Differenzen aufzuweisen scheinen, so sind dieselben keineswegs so prinzipiell, dass man die histologischen Elemente beider Formen nicht auf einander zurückführen könnte. Betrachtet man nämlich das von Monticelli gelieferte Querschnittsbild, so muss man die Überzeugung gewinnen, dass die Gewebe nicht in ihrem natürlichen Zusammenhange, obwohl in situ, abgebildet worden sind. Mittlere und untere Enchymzellen liegen

*) Die Querschnittsfigur, welche dieses Verhalten illustriert (Taf. II, Figur 11), wurde durch ein Versehen des lithographischen Zeichners verkehrt orientiert.

nebeneinander ohne Verbindung und auch das Ventralepithel ist von ihnen abgehoben. Bei dem lockeren Gefüge des inneren Gewebes und der regen Kontraktilität jeder einzelnen Zelle geschieht es nur allzu leicht, dass sich die Zellen bei der Fixierung zusammenziehen und ihre gegenseitige Verbindung durch zartere Fortsätze aufheben, wie z. B. bei Goldchloridbehandlung und Einlegen in Glycerin oder bei Anwendung konzentrierter Pikrinsäure und Aufbewahrung in Glycerin. Während auf dem Querschnitte des *Trichoplax* Enchymzellen zumeist gestreckt sind und ihre schmalen Ansätze erhalten bleiben, habe ich in den Figg. 19 und 20 Zellen abgebildet, welche zusammengezogen sind und eher den betreffenden Zellen bei *Treptoplax* als den Zellen auf dem Querschnitte ähnlich sind. Diese Zellen waren besonders geeignet, die intracelluläre Lage der Xanthochlorellen zu demonstrieren, ihre Gestalt hat aber jedenfalls gelitten. Bei ihnen war die Einwirkung der Reagentien dieselbe wie bei *Treptoplax*. Sogar das Bild der Plasmastruktur in Figg. 19 und 14a lässt sich identifizieren, wenn man von der Wirkung differenter zeichnerischer Technik absieht.

Dasselbe was vom Parenchym gilt auch von dem Basalteile des Zylinderepithels. Durch heftige Schrumpfung sind vielleicht Verbindungsbrücken zum Schwunde gebracht worden, die bei lebendem Tiere existieren und die Zurundung der Epithelzellen an der Basis bildet vielleicht keine hervorragende Besonderheit des *Treptoplax*. Eher ist die Lage der dorsoventralen Spindelzellen etwas verschieden und mehr in der oberen Schicht konzentriert; mag sein, dass diesbezüglich der Mangel von Wimpern an der Dorsalfläche und die dadurch bedingte Änderung im Bewegungsmechanismus des Tieres den Ausschlag gegeben hat. Das Flächenbild des Zylinderepithels mit den engen, sich gegenseitig polygonal und wabenförmig abkantenden Zellfeldern (vgl. Monticelli 2, Taf. 20, Fig. 25) ist indessen für beide Tiere identisch (s. Taf. III, Fig. 2).

Wenn man sich somit beim Vergleich der autoplasmatischen Gewebe des *Treptoplax* mit *Trichoplax* die merkwürdige Gestalt enchymatischer Zellen und die regelmässige Zurundung an den Zellen des Flimmerepithels als Folge von Kontraktionsprozessen wegdenkt, so wird man in diesen Formen zwei einander sehr nahe stehende Organismen in ungezwungener Weise erkennen. Nach dem üblichen phylogenetischen Raisonnement wäre man eventuell geneigt hinzuzufügen, *Treptoplax*, mit dem flimmerlosen Dorsalepithel, sei phylogenetisch jünger.

Dass die öligen Tropfen in den Unterhautzellen das nämliche Gebilde darstellen und von der Gleichheit der physiologischen Thätigkeit der Gewebe Zeugnis ablegen, braucht keiner besonderen Auseinandersetzung. Unterschiede, die in der Ausbildung der Exkretionstropfen zu Tage treten, sind durchweg von untergeordneter Bedeutung. Zieht man die vorzüglich erhaltene Exkretionszelle von *Trichoplax* (auf Taf. II, Fig. 15) in Betracht, so wird man auch hier vom Zellplasma nur noch einen schmalen Ring finden, während der genau kreisförmige Hohlraum im Leben von dem Exkrettropfen ausgefüllt wird. Dieselben Tropfen im Enchym des *Treptoplax*, die in der auf Taf. II, Fig. 13 wiedergegebenen Skizze die ganze Zelle einnehmen und vielleicht nach lebendem Tiere in optischem Tangentialschnitt gezeichnet wurden, sind ebenfalls fettartig, werden durch Osmiumtetroxid gebräunt und lassen sich, mit Ausnahme der Randpartien, nicht färben.

Die Algenknollen betreffend sagt Monticelli (2, p. 455, 456): „Mancano ancora nel *Treptoplax* le „„höckerigen Knollen"" sulla interpretazione delle quali, come zoochlorelle, convengono il Graff e lo Schulze." Er hat indessen kleine, rundliche Klümpchen mit unregelmässiger, höckeriger Oberfläche im Parenchym gefunden, welche jungen Algenanhäufungen ähneln und in Anbetracht der sonstigen tektologischen Übereinstimmung beider Organismen als symbiontische Einschlüsse gedeutet werden könnten. Leider giebt von ihnen der Monograph eine nur flüchtige Schilderung, ohne zu sagen, in welcher Verdichtung, Gruppierung, und ob in sämtlichen Exemplaren die Körperchen beobachtet wurden; auch ist es ihm nicht gelungen, definitiv zu entscheiden, ob sie zwischen den Zellen oder vielleicht doch intracellulär vorkommen. Anderseits würde ein vollständiger Mangel an Zooxanthellen bei *Treptoplax*

seine nahe Verwandtschaft mit *Trichoplax* nicht erschüttern; die Erscheinung der Symbiose hat in dieser Hinsicht einen rein sekundären Charakter.

Von sonstigen Einschlüssen, die von Monticelli im *Treptoplax* mit der allgemeinen Bemerkung „nella massa del corpo" gefunden wurden (Taf. II, Fig. 23, 24), war schon oben die Rede. Auch hier kamen diese Gebilde nur sporadisch vor und sprechen eher für als gegen den nahen genetischen Zusammenhang unserer Formen.

Auffallen muss die weit grössere Beweglichkeit des *Treptoplax*. Die Körperscheiben „mutavano incessantemente di forma". In unmittelbarer Nacheinanderfolge nahm das Tier die Gestalt eines γ-förmig gespaltenen Bandes, einer Scheibe, eines Kreuzes, einer sich anscheinend bald teilen wollenden Hantel und wieder eines Bandes an, wobei es auch zur Bildung sehr dünner, sogar fadenförmiger Fortsätze kommen konnte. Die Hemitomie vollzieht sich genau so, wie ich dies für *Trichoplax* beschrieben habe. Bei künstlicher Teilung, z. B. nachdem einzelne Körperteile beim Abheben mittels Pipette abgerissen wurden, schienen die Teilstücke nicht minder lebensfähig.

Concrescenz wurde nicht beobachtet. Aus einem unerklärten Grunde verschwanden die Tiere plötzlich aus den Neapler Aquarien.

Mit Rücksicht auf histotechnisches Verhalten wäre aus den Angaben des Entdeckers (l. c. p. 447) zu schliessen, dass sich beide Tierformen auch im Chemismus und in der Physiologie ihrer Gewebe in hohem Masse gleichen. Die besten Tinktionen wurden mit Boraxkarmin erzielt.

Worum es sich uns in diesem Abschnitte handelte, ist: es giebt einen zweiten, zum mindesten spezifisch isolierten, wenn nicht generisch verschiedenen Angehörigen derselben morphologischen Gruppe, welche *Trichoplax adhaerens* vertritt.

III. Abschnitt.

Salinella Salve Frenzel.

Litteratur über *Salinella*:

Apáthy, **1.**	Herbst, **1.**
Delage, **2.**	Klebs, **1.**
Frenzel, **1**, **2**, **3**, **5.**	u. A.

Für unsere theoretischen Untersuchungen ist noch eine dritte Form von grosser Bedeutung. Es ist dies ***Salinella***, deren merkwürdig einfache Organisation wir uns stets vor Augen halten müssen.

Das schematische Diagramm eines optischen Längsschnittes (Taf. VI, Fig. 1) bringt den Bau von ***Salinella*** am besten zur Anschauung. Der walzenförmige, an beiden Enden sanft zugespitzte Körper besteht aus einer einzigen Zellenlage. Ein Querschnitt — gebracht von Frenzel, **3**, S. 73 — würde uns belehren, dass an der Walze eine Dorsal- und eine Ventralseite zur Differenzierung gelangte. Oben ist das Tier gewölbt, unten ganz flach, so dass es im Querschnitte eine halbkreisförmige Figur abgiebt. Die Länge betrifft circa ein Fünftel Millimeter. An beiden Enden ist die Walze offen. Die kreisförmige hintere Öffnung — die Analöffnung — liegt genau in der Hauptachse des Körpers, die vordere — die Mundöffnung — ist ventral verschoben und infolgedessen subterminal.

Der Körper besteht aus kaum 75 bis 108 Zellen. Die Zellen sind jedoch im Verhältnisse zur Gesamtarchitektur des Körpers sehr gross, nicht polygonal, sondern fast quadratisch und isodiametrisch.

Sämtlich sind sie von aussen und von innen bewimpert. Die Wimpern blieben in Salpetersäure gut erhalten. Die Bewimperung der Innenseite ist überall gleich, dicht und zart. Etwas derber und weniger dicht sind die Cilien an der Ventralseite (Kriechseite) und in der Umgebung der Analöffnung. Den Rücken bedecken steifere, in ziemlicher Entfernung von einander stehende Härchen. Besondere Armatur tritt an den beiden Öffnungen auf: den starr klaffenden Mund umgeben lange, biegsame Haarwimpern in Form eines schwachen, nach unten gerichteten Schopfes; an der verschliessbaren Auswurfsöffnung sieht man einige lange, steife, borstenartige Cilien. Hiermit ist die ganze Anatomie des Tieres gegeben.

Cytologisch sind einige Besonderheiten hervorzuheben.

Unter der wimpertragenden äusseren Cuticula sieht man an Präparaten, die mit Pikrin-Schwefelsäure Kleinenbergs fixiert und mit Karmin tingiert waren, (und im Leben?) eine deutlich entwickelte alveoläre Schicht;*) an der Innenseite befindet sich eine stärkere Schicht radiärgestreiften Plasmas, die unter anderem als Stützwerk angesprochen wurde, unseres Erachtens aber eher mit der Funktion der Verdauung in Beziehung zu bringen wäre. In der Mitte des dunklere „Fettkörnchen" enthaltenden Entoplasmas liegt ein relativ grosser Kern mit hellem Inhalt und mehreren (3—6) dunklen Kügelchen und Glanzkörpern. Der Kern mit seinen Nucleolen und einem deutlichen Lininnetz, hat einen zweifellos „metazoischen" Charakter.

Sehr interessant ist der Teilungsvorgang der Zellen. Die Nucleolen verschwinden, der ganze Kern dehnt sich in die Länge, Amphipyrenin wird jedoch nicht aufgelöst; das Kernnetz wird enger. Es erfolgt eine direkte, amitotische Zerschnürung in zwei Hälften, wobei um zwei neu gebildete Kernzentren Sonnen aus radiär angeordneter, chromatophiler Substanz entstehen. Nachher teilt sich der ganze Zellkörper hemitomisch.

Salinella wurde bekanntlich in Argentinien von Frenzel entdeckt, der sie in einem Aquarium aus Salinenerde von Rio Cuarto, Süd-Provinz Cordoba, gezüchtet hat. Das Wasser in dem Behälter enthielt gegen 2 °/₀ Salz und etwas Jod. Das Leben entwickelte sich in diesem Medium sehr spärlich.

Nachdem diese erste Zucht zu Grunde ging, sind alle Bemühungen, das Wesen wiederzufinden, erfolglos geblieben. Delage (2) hat speziell zu diesem Zwecke Salinenschlamm aus Südamerika nach Paris kommen lassen und einem gewiegten Spezialisten übergeben, aber auch dieser Versuch war vergeblich.

Das Tier lebte in dem Salinenwasser von fester Nahrung, die es sich mit Hilfe des tastenden Ciliarbüschels am Munde aussuchte und in die Verdauungshöhle einführte. Die Verdauung war zweifellos extracellulär, gastral.

Ganz ausserordentliches Interesse bietet die Fortpflanzung und Entwickelung. Die Fortpflanzung erfolgt in zweierlei Weise: durch Teilung oder nach vorausgegangener Konjugation durch einzellige Sprösslinge.

Im ersten Falle bildet sich gegen die Mitte der Längsachse eine Quereinschnürung der Körperwand; die Furche wird nach und nach tiefer, bis das Individuum in zwei Hälften zerfällt, die sich durch Regeneration, d. i. durch Ausbildung einer neuen Analregion, respektive einer neuen bewimperten Mundöffnung zu Individuen einer neuen Generation ergänzen.

Im zweiten Fall, der ebenfalls vom Entdecker mit Sicherheit festgestellt wurde, legen sich zwei Tiere als Homogameten — mit den ebenen Bauchflächen an einander an, durch Verkürzung der Körperachse der Paarlinge wird die Zygote kugelrund, worauf eine gemeinsame Cystenhülle ausgeschieden wird, deren Inhalt den Konjugations-, Befruchtungs- und Vermehrungsprozess durchmacht. Ohne auf diese Vorgänge im Speziellen eingehen zu können — zumal die Beobachtungen in vielen wichtigen

*) Mit der Beschreibung Frenzels vgl. Butschli, 2, S. 1258.

Punkten keinen genügenden Aufschluss bieten, wollen wir erwähnen, dass aus der Cyste kleine Larven ausschlüpfen, die in doppelter Hinsicht höchst bemerkenswert sind. Erstens sind es Unicellulaten, zweitens ahmt ihre Körperzelle in ihrer Form, Bewimperung, Cilienarmatur und in ihren Bewegungen genau das ausgewachsene Tier nach.

Die Jungen, welche im Aquarium — offenbar aus Dauercysten — zuerst aufgetreten sind, sind nur 0·023 mm lang, besitzen am vorderen Zellpol ein subterminales, ventral verschobenes Cytostom, hinten befindet sich ein Cytopyg und die mit dem Munde aufgenommene Nahrung wird intracellulär verdaut. Durch direkte, anchonische Kernteilung bringt die Larvalzelle neue Zellen hervor, bis die definitive Körperform mit innerer Gastralkavität erreicht ist.

Salinella besitzt selbstverständlich eminente, theoretische Bedeutung. Einerseits bietet sie das einzige Beispiel eines vielzelligen Organismus, welcher einzellige, in Anbetracht der zu durchlaufenden Metamorphose Larven zu nennende Sprösslinge produziert; anderseits begegnen wir hier zum ersten Mal der wichtigen Thatsache, dass gastrale und intracellulare Verdauung in demselben Organismus je nach dem Entwickelungsstadium stattfinden kann; drittens ist *Salinella* das einzige bekannte vielzellige Tier, dessen Körper im reifen Zustande aus einer einfachen Zellschicht besteht, so dass dieselben Zellen das Integument des Körpers (Cuticula) abscheiden und für die Ernährung sorgen. Es wäre noch ein nicht minder wichtiger, vierter Punkt aufzuzählen, namentlich die bei Pluricellulaten einzig dastehende Propagationsweise, wo der Körper der sich fortpflanzenden Individuen in seine Bausteine, in einzelne Zellen zerfällt, wo diese somatischen Zellen höchst wahrscheinlich karyogamische Verbindungen eingehen und als Zygocyten ausschlüpfen; — diese Vorgänge fallen jedoch nicht mehr unmittelbar in den Rahmen unserer Betrachtungen.

Die Beurteilung und systematische Einreihung eines so ungewöhnlichen Organismus ist notwendigerweise zum Gegenstande allgemeiner Diskussion gemacht worden. Ihr Entdecker (Frenzel, 2) hielt sie für eine „Mesozoë“ und verglich ihr Verhältnis zu den übrigen Metazoen mit dem Verhältnisse des *Amphioxus* zu den Wirbeltieren. Andere (wie Klebs, 1, S. 135) erklärten sich für das Gegenteil, indem sie behaupteten, *Salinella* habe gar keine morphogenetische Bedeutung und sage uns nichts über den Ursprung der Metazoen, ob diese aus Flagellaten oder aus Wimperinfusorien sich entwickelt haben. Es wurden auch Stimmen laut, sie sei keine normal entwickelte Tierform, sondern ein in ein ungünstiges Milieu geratenes Entwickelungsstadium eines unbekannten Tieres (wie Herbst, 2). Frenzel selbst hat anfänglich geglaubt, eine Jugendform vor sich zu haben; spätere Beobachtungen, die Feststellung der Teilung, der Konjugation und der Vermehrung haben ihn indessen von der Unwahrscheinlichkeit jener Vermutung überzeugt. Sonst wäre wohl vor allem an Turbellarien zu denken, da die Bewegungen, Streckungen und Biegungen des Tieres, an Dendrocoelen erinnern.

Ich selbst habe mich an den Entdecker *Salinellas* gewendet, um einige Überreste derselben — *Salinella* zerfiel bekanntlich bei Konservierungsversuchen in einzelne Zellen — zur Ansicht zu erhalten. Erst kurz vor seinem Tode hat mir Frenzel unter anderem mitgeteilt, dass die isolierten Zellen keine Dauerpräparate geliefert haben, indem sie sich in runde Klümpchen verwandelten. Mir aber war die Untersuchung wenigstens einer Zelle erwünscht, um die Alveolarstruktur zu sehen. Es ist nämlich noch ein Einwand möglich, der bis jetzt, soweit ich die Litteratur kenne, noch von keiner Seite erhoben wurde. Es wäre dies die Existenz eines Ektoderms. Man hat sich so gewöhnt, in die reine Betrachtung eines Organismus stets die willkürlich konstruierten Begriffe der Keimblätter hineinzutragen und nach einem animalen und vegetativen Blatte zu suchen, dass man sich fragt, ob nicht etwa in der Alveolarstruktur eine vom Erforscher der *Salinella* verkannte Schicht pflasterförmigen Ektodermepithels zu suchen wäre, wodurch freilich die den Phylogenetiker in Verlegenheit bringende Einfachheit der Struktur bei *Salinella* mit einem Schlage beseitigt wäre. Es ist ja öfters sehr schwer, ein bereits bekanntes Epithel bei der Zartheit des Gewebes zu finden. Indessen giebt es mehrere Momente, die sich mit der Existenz eines

äusseren Epithels nicht in Einklang bringen lassen. Es sind keine Einschlüsse im Cytoplasma gefunden worden, die man als verkannte Ektodermkerne auffassen könnte. Die Zellen teilen sich mittels einer Querfurche, welche an der Oberfläche des Körpers entsteht und die Zelle durchschnürt. Vor allem aber zerfällt das ganze Tier überaus leicht in einzelne Zellen, die sich sodann zurunden und sowohl ihre eckigen Kanten als ihre ursprüngliche Orientierung im Körperbau verwischen; was alles unmöglich wäre, wenn sie eine gesonderte Epithelschicht überziehen würde.

Die Erscheinung des Zerfalls in Zellen stimmt mit den Vorgängen bei der Encystierung überein; auch dort werden die Zellen aus ihrem epithelialen Verbande herausgedrängt und zu kompakten, hemisphärischen Haufen gruppiert. Daraus ersieht man, dass das architektonische Gefüge der Körperzellen bei *Salinella* noch sehr wenig gefestigt ist und dass den Zellen trotz ihrer Vergesellschaftung in eine morphologische und physiologische Einheit ihre Selbständigkeit noch nicht verloren gegangen ist und namentlich bei der Propagation zum Ausdruck kommt. Wir können auch folgern, dass die Zellvergesellschaftung bei *Salinella* auf eine ganz verschiedene Weise zu Stande gekommen ist, als z. B. bei *Trichoplax*, wo das Gefüge der Gewebsteile ebenfalls sehr locker ist.

Somit haben die Angaben Frenzels die meiste Wahrscheinlichkeit für sich.

Das Resultat unseres ersten Kapitels besteht in der Erkenntnis, dass es unter den ursprünglichsten Metazoen Formen giebt, die nicht nur vom Schema der Gastraea-Theorie abweichen, sondern diesem Schema überhaupt fremd gegenüberstehen.

Mag jemandem dieses Resultat im Vergleiche zu der angewandten Mühe und Zeit noch so gering vorkommen, so hat es dennoch seinen besonderen Wert. Und diesen Wert würde es selbst dann nicht verlieren, wenn wir hier anstatt mit reifen Organismen mit ontogenetischen Entwickelungsstadien zu thun gehabt hätten.

Zweites Kapitel.

Zur Charakteristik der Gastraeaden.

IV. Abschnitt.

Zur systematischen Beurteilung des Trichoplax.

Als echte zoologische „Adelotakten“ haben die drei Formen, die wir im vorigen Kapitel kennen gelernt haben, in dem sogenannten natürlichen System der Organismen bis jetzt keinen offiziellen Platz erhalten. Da aber auch diese Wesen in allgemeinen oder Sammel-Werken irgendwo abgehandelt werden müssen, so werden sie dennoch synkategorematisch, wenn auch nur provisorisch, untergebracht, wobei über ihre Stellung im Systeme entweder wissenschaftliche Anschauungen der Verfasser oder lediglich praktische Rücksichten entscheiden. Zumeist werden sie an den Kreis der Würmer als eine diskordante, also belanglose Gruppe angehängt, und zwar — was nach allem bisherigen etwas wunderlich klingen dürfte — *Trichoplax* und *Salinella* zusammen. Überzeugen wir uns, mit welchem Recht.

Im Gebiete der Würmer wird *Trichoplax* in die niedere Gruppe der Autoscoleciden eingereiht. Graff erklärte ihn für einen Vertreter niedrigst organisierter Plathelminthen. Als vorzüglicher Kenner der Strudelwürmer hat er auch deren niedrigst organisierte Stufe, die Acoelen bearbeitet und glaubt, in der Organisation des *Trichoplax* viel Ähnlichkeit mit Turbellarien zu finden. Diese Ähnlichkeit solle an Querschnitten besonders deutlich hervortreten. Anatomisch ist der Bau eines darmlosen Turbellars thatsächlich sehr einfach. Wie aus dem nach Graff wiedergegebenen Teile eines Querschnittes durch *Amphichoerus cinereus* (Taf. II, Fig. 27) ersichtlich sein dürfte, besteht der Körper der Acoelen aus einem lakunenreichen, lockeren Parenchymgewebe und einer basalwärts unvollkommen abgesetzten, epithelialen Aussenschicht; zwischen diesen beiden Gewebsarten liegt eine doppelte Lage von Rings- und Längsmuskeln, ausserdem findet man vereinzelte Faserzüge im Parenchym selbst. Diese letzteren Muskeln, die zuerst von Delage (1) bei Acoelen nachgewiesen wurden, verlaufen hauptsächlich dorsoventral. Wenn auch dorsoventral gerichtete, kontraktile Zellen auch bei *Trichoplax* (und *Treptoplax*) vorkommen und einige Ähnlichkeit mit einzelligen Muskeln eines *Amphichoerus* (Taf. II, Fig. 26) aufweisen, so ist die vorhandene Ähnlichkeit rein habituell und kann über die genealogische Verwandtschaft dieser Organismen keinen Aufschluss geben. Der Hauptcharakter der Würmer und der Annelliden (Articulaten), eine Querschicht und eine Längsschicht des Hautmuskelschlauches; wie sie sogar bei niedersten Turbellarien noch unverkennbar erhalten sind, fehlt bei unseren Tieren gänzlich. Zudem sind ihre contraktilen Zellen, sowohl die unregelmässig anastomosierenden wie die Spindelzellen, weit primitiver als bei Acoelen und die Faserbildung ist kaum in ersten Phasen vorbereitet. Würde man übrigens die etwas unregelmässig verlaufenden kontraktilen Fortsätze an der Basis des ventralen Zylinderepithels

als eine Hautmuskelschicht auffassen, so würde sie dennoch unter dem Pflasterepithel des Rückens fehlen. Wenn somit *Trichoplax* und *Treptoplax* bei ihrer wechselnden Körperform an gewisse Turbellarien erinnern, wo die Körperform ebenfalls sehr veränderlich sein kann, wie z. B. nach Bell (1) bei *Bipalium kewense*, so ist es dennoch ein ganz anderer Mechanismus, der bei ihnen die innere Beweglichkeit und Verschiebbarkeit der Körperteile zu Stande bringt. Es giebt ein anderes Organ, welches hier und dort zweifellose Ähnlichkeit aufweist und noch nicht beachtet worden ist und zwar das cuticulare Körpertegument (Taf. II, Fig. 27). Sowohl die Mehrschichtigkeit desselben als die Natur der Schichten und ihr Verhältnis zu den Wimpern sind in beiden Fällen ziemlich analog. Ansonst giebt es weder bei *Trichoplax* organelle Differenzierungen der Acoelen, noch bei den letzteren die charakteristischen Einschlüsse seiner Enchymzellen, Exkretionstropfen, Knollen etc. So besitzt *Amphichoerus* unter gewöhnlichen Zellen des inneren Gewebes auch dunkle Fresszellen und Drüsenzellen, ausserdem amoeboide Zellen mit kleinen Kernen, Gebilde, die als Derivate unterdrückter Enterocoelie oder als ihre sekundären Surrogate aufgefasst werden müssen. Das Parenchym des *Trichoplax* zeigt durchaus primitiven Charakter. Ein wichtiges Merkmal der Turbellarien bilden einzellige Hautdrüsen. Als Homologa solcher Drüsen werden die Exkretionstropfen erklärt. Jedoch weder Schulze noch mir ist es gelungen, Ausführungsgänge der Zellen mit Exkretionstropfen aufzufinden oder etwa das Austreten der Tropfen selbst durch das Epithel jemals zu sehen. In etwas anderer Weise hielt Noll (1) diese Exkretionstropfen für ein Merkmal naher Blutsverwandtschaft mit den Strudelwürmern. Nachdem er die Bewegungen und die Teilung des *Trichoplax* in seinen Aquarien beobachtet und mit ähnlichen Vorgängen bei Turbellarien verglichen hatte (1, T. II, p. LXXXVI), sah er sich veranlasst, nach detaillierteren Zügen direkter Blutsverwandtschaft zu suchen und hat thatsächlich über das Vorkommen von Otolithen bei stark ausgewachsenen Individuen berichtet. Otolithblasen bei Turbellarien können phylogenetisch mit den Hautdrüsenzellen auf verwandte Gewebsanlagen zurückgeführt werden. Anderseits bilden die ersteren ein spezifisches Organ, an dessen Bildung sich mehrere Zellen beteiligen, um eine blasenartige Hohlkugel und ein Stützgerüst für den Otolithen selbst zu bilden (vgl. Taf. II, Fig. 28, 29). Bei *Trichoplax* ist nichts derartiges zu sehen. Es konnte sich lediglich um aussergewöhnlich grosse Exkretionskugeln handeln, welche bei Nollschen Exemplaren die Existenz von Otolithenbläschen vorgetäuscht haben. Möglicherweise waren es sporadische Concremente, wie wir sie in früheren Abschnitten kennen gelernt haben, und zwar nur bezüglich dieser Gebilde könnte die Annahme Nolls ernsthaft diskutiert werden. Aus dem Gebiete vergleichender Histologie sind mir nur gewisse, bei Ctenophoren, wie *Hormiphora* oder *Callianira* auftretende Zellen bekannt, die hier in Betracht kommen könnten. Es sind dies die als Statolitherzeuger fungierenden Zellen am aboralen Polfeld. Jeder Statolith ist — nach eingehenden Untersuchungen von Samassa (1, Taf. IX, Fig. 16, 17, in dieser Schrift Taf. II, Fig. 30, 31) — das Produkt einer Epithelzelle. Thätige Statolithoblasten liegen im epithelialen Verband und erst nach vollständiger Ausbildung des Orientierungssteinchens werden sie abgestossen und mit der zentralen Statolithkugel vereinigt. Fertige Statolithen, z. B. bei *Beroë*, erinnern an konzentrisch geschichtete Einschlüsse bei *Treptoplax*, und jüngere, noch in Entwickelung begriffene Statolithzellen bei *Callianira* besitzen eine entfernte habituelle Ähnlichkeit mit der Flächenansicht der Exkretionsschicht von *Treptoplax*; trotzdem genügt dies nicht, um den Weg zu den Otolithbläschen der Turbellarien zu vermitteln. Es trifft hier übrigens die Hauptsache nicht zu, d. i. die Innervierung. Delage hat bei den Acoelen ein zentriertes, wenn auch sehr primitives Nervensystem entdeckt und periphere Nervenzüge verbinden die Gehirnmasse mit den Otolithen, wie dies für die ursprüngliche *Convoluta paradoxa* oder für *Monosporus rubropunctatus* nachgewiesen wurde. Trotz Anwendung der besten Apáthyschen Methoden*) konnte ich indessen bei *Trichoplax* kein zentriertes Nervensystem auffinden. Dieser Organismus bietet uns ein vorzügliches Beispiel jener phylogenetischen

*) Vgl. Garbowski, 4, S. 500.

Vorstufe, auf welcher vor Differenzierung selbständiger, motorisch muskulöser und sensibel nervöser Fibrillen sämtliche zellige Komponenten des Körpers zu den betreffenden physiologischen Aktionen befähigt sind und welche Stufe thatsächlich von allen Ahnen heutiger Metazoen durchlaufen werden musste. Lediglich der äussere Teil des Empfindungsapparates, als welcher die Wimperbekleidung der Cuticula anzusprechen ist, lässt sich direkt mit der Bewimperung der Würmer, aber auch der Infusorien, vergleichen.

Wir müssen jedoch auf die Frage näher eingehen, ob *Trichoplax* nicht etwa eine näher zu stellende Vorstufe der Turbellarien repräsentiert, ein Ahnenstadium ohne Fibrillen und Sinnesorgane. Die Frage hängt mit der Frage nach dem Ursprung der Acoelen innig zusammen; denn obschon die spezifische Ausbildung der Gewebe und der Mangel der Keimzellen die Annahme phyletischer Verwandtschaft unwahrscheinlich machen, so ist sie doch nicht von vornherein auszuschliessen. Graff, der die Turbellarien wegen des Nervensystems in eine gewisse Beziehung zu den Ctenophoren bringt, hält sie für ursprünglichste Scolecidengruppe und im Gebiete der Turbellarien selbst erklärt er konsequenter Weise die Acoela für die primitivsten. Demgemäss beurteilt er den *Trichoplax* und im Gegensatze zu den Vermutungen einzelner Phylogenetiker (wie z. B. Langs), die auf die Möglichkeit sekundärer Acoelie stationär gewordener Larven höherer Metazoen hinweisen, sagt er hierüber: „Wie ich die Stellung der Acoelen auffasse, ist es zu ihrem Verständnisse gar nicht nötig, so wenig begründete Annahmen heranzuziehen. Ich suche die Ahnen derselben weder unter den Ctenophoren noch in hypothetisch stehen gebliebenen Polycladen, sondern finde, dass die von F. Schulze entdeckte Form eine Vorstufe der Acoela darstellt, welche direkt zu den Gastraeaden hinführt" (l. c. S. 50). Für Graff ist also die Anenterie der Acoelen ein primärer Charakter. Obwohl wir auf phylogenetischem Gebiete, wo es nur schwankende Vermutungen und Wahrscheinlichkeiten giebt, nicht rasch eine kategorische Behauptung aufstellen werden, so ist für uns die Ansicht Graffs dennoch evident falsch. Verschiedene Charaktere, welche bei darmlosen Tieren nicht auf ursprünglichem Wege herangezüchtet werden konnten, mehrfache Differenzierung unter den Parenchymzellen und die Art, in der die Arbeitsteilung unter ihnen durchgeführt erscheint, der Bau der Geschlechtsorgane, vor allem aber die Anwesenheit eines degenerativ charakterisierten Nervensystems samt Sinnesorganen stellen die Abstammung der Acoelen von Gruppen mit Darm und höherer Organisation ausser Zweifel. Alles spricht dafür, nichts spricht dagegen. Unwissenschaftlich wäre es, sich über die Abstammung gastrocoeler Turbellarien positiv auszusprechen.*) Müssig wäre es sogar, darüber zu streiten, ob unter Gastrocoelen die Rhabdocoelen thatsächlich ursprünglicher sind als die Dendrocoelen. In der Frage nach dem Ursprung der Strudelwürmer berühren sich und zum Teil aufheben Meinungen verschiedener Autoren, wie Kleinenberg, Pereyaslawzewa u. A., von denen wir an dieser Stelle nur die Ansicht Mečnikoffs hervorheben mögen, der, wie Graff, die Darmlosigkeit für primär erklärt hat (allerdings noch vor den Spezialergebnissen von Delage u. A.) und das axiale, von Vacuolen durchsetzte Syncytium der Acoelen als eine Art Darmhöhle auffasst (Mečnikoff 1, 2, S. 156).

Wenn wir uns genötigt sehen, in Acoelen sekundäre, retrogressiv sich entwickelnde Turbellarien zu erblicken, so steht uns nichts im Wege, diesen Transmutationsmodus als umkehrbar aufzufassen, und mehrere Gründe, namentlich theoretischer Natur, weisen darauf hin, dass die Acoelie des *Trichoplax* und *Treptoplax* thatsächlich ursprünglich ist, jedenfalls einen völlig anderen Charakter besitzt als bei den

*) Bloss anmerkungsweise wollen wir daran erinnern, dass Strudelwürmer entweder für sekundär oder für primär gehalten werden. Nach Hatschek stammen sie zusammen mit Platoden von Proturbellarien ab, die sich ihrerseits an das hypothetische, nach dem Schema der afterlosen Protrochula gebaute *Protrochozoon* anschliessen; sie wären demnach, neben Platoden, die überlebenden Vertreter primär aprocter Scoleciden. Andere Forscher leiten hingegen Turbellarien samt Trochelmien (Rotatorien und anderen Vertretern der Trochophora *(Trochozoon)* linie Hatscheks — im Sinne Delages) regressiv von Anneliden ab!

darmlosen Strudelwürmern. Diese Ansicht ist bereits genügend motiviert worden, um als Behauptung zu gelten. Böhmig (2, S. 45), der den Mangel eines differenzierten Darmkanals bei acoelen Turbellarien apodiktisch als sekundär erklärt hat und auch das pelagisch lebende Scheibentier *Haplodiscus* Weldon auf Rhabdo- und Alloiocoelen zurückführt, hält die Acoelie des *Trichoplax* mit Unrecht für ebenso sekundär. Bei sekundärer Acoelie ist das Enchymgewebe als ein Gemisch mesodermaler und entodermaler Elemente aufzufassen. Hier hat eine Sonderung in zwei solche „Keimblätter" niemals stattgefunden, das Parenchym hat folglich sowohl morphologisch als physiologisch einen anderen Wert als z. B. bei *Convoluta*. Ihre Gewebe sind nicht „homolog".

Dürften wir uns auf einen Augenblick in abstammungsgeschichtliche Spekulationen einlassen und geneigt sein, in *Trichoplax* und *Treptoplax* überlebende Ausläufer einer uralten Ahnengruppe der irgendwann gelebt habenden Proturbellarien zu sehen, also die nämliche Rolle ihnen zuzuschreiben, wie sie in der Phylogenie den Onychophoren gegenüber den Tracheaten zukommt, so würden wir dennoch an ein unüberbrückbares Hindernis stossen, und zwar an eine — sagen wir, aprokte — gastrocoele Urform, mag sie Protrochula, *Protrochozoon* oder anders heissen. Diese Zwischenform würde erstens beweisen, dass die Enterocoelie im allgemeinen polyphyletischen Ursprungs ist — weil selbst der kühnste Theoretiker sich nicht erkühnen würde, sämtliche Metazoen von Strudelwürmern abzuleiten — zweitens würde sie uns belehren, dass die Einmündungsstelle des Trichoplacidenzweiges so weit unten vor die Protrochula am Stammbaume der Polycyten zu setzen ist, dass jede Beziehung zwischen Autoscoleciden (Turbellarien, Platoden) und ihnen selbst aufgehoben wäre: ist ja doch in einem dermassen entfernten Grade alles Lebende einander blutsverwandt!

Was theoretisierenden Zoologen den Gedanken einer Zusammengehörigkeit des *Trichoplax* mit Turbellarien besonders nahe legte, war neben rein habituellen Merkmalen — zweifellos die auch unter Turbellarien verbreitete agame Fortpflanzungsweise durch Teilung. Ausser der allgemein bekannten Erscheinung der Catenula bei manchen Süsswasserformen, hat man z. B. bei *Stenostomum*, einem Rhabdocoel, das ganze Jahr hindurch ausschliesslich asexuelle Propagation beobachtet, erst im Spätherbst haben die Tiere protandrisch Gonaden entwickelt (vgl. J. Keller, 1). Auch J. Kennel (1) berichtet über die vielen Turbellarienarten eigenen Fähigkeiten zu asexuellen, lange andauernden Teilungsperioden. Die Teilung ist aber auch sonst im Tierreich verbreitet und tritt sporadisch in eng abgezirkelten höheren Formengruppen auf, wo man sie gewöhnlich nicht anzutreffen pflegt. So hat Maupas in Objektträgerkulturen ganze Reihen von Generationen von Rotatorien und Oligochaeten erhalten, wo Geschlechtsformen gar nicht vorgekommen sind. Bei chaetopoden Anneliden, wo die Teilung öfters auftritt, kann sie mitunter in ganz abnormaler Weise überhandnehmen. Bei *Ctenodrilus monostylos*, einem noch niedriger als *Polygordius* organisierten Archianneliden hat Zeppelin (vgl. 1, S. 633, Fussnote) sexuelle Fortpflanzung überhaupt nicht gesehen und der Teilungsprozess war so rege, dass sich hierbei fast jedes Segment zu einem selbständigen Zooid entwickelte.

Dem ist aber nicht Wunder zu nehmen. Ungeschlechtliche Propagation durch Teilung ist von Haus aus eine physiologische Eigenschaft des lebenden Plasmas, kann nirgends gänzlich unterdrückt werden, da dies mit der Aufhebung der Wachstumsmöglichkeit und des Lebens überhaupt gleichbedeutend wäre, sie wird aber in verschiedenem Masse durch sekundäre Verhältnisse des Lebens geregelt und kann auch zu jeder Zeit je nach dem Bedürfnisse der Organismen eingeschränkt oder gefördert — wie man zu sagen pflegt, neu erworben — werden, wodurch sie als scheinbare Neuerwerbung polyphyletischen Charakter gewinnt. Wir haben bereits oben den Teilungsvorgang bei *Trichoplax* erörtert und seinen im Vergleich zu den übrigen Metazoen primären Charakter hervorgehoben. Hier möge noch daran erinnert werden, dass diese Teilung im Bereiche der Gewebstiere eine ähnliche Stelle einnimmt, wie unter Protozoen die Teilung der Opalinen, von denen wir übrigens gar nicht wissen, ob die vielkernige Form wirklich die eigentliche Reifeform des Individuums ist, ob nicht vielmehr einkernige Exemplare

die Speciesform an sich und die polynukleären ein Fortpflanzungsstadium repräsentieren. Bei *Trichoplax*, wie bei ciliaten Infusorien, ist die Teilung rein additionell und führt zu keiner Arbeitsteilung. Nach F. Wagner (**1**) ist die Teilung ein Trennungsprozess ursprünglich zu einem einheitlichen Ganzen gehöriger, durch normales Wachstum entstandener oder im Entstehen begriffener Teile, bei welchem ergänzende Neubildungen unter Beseitigung der ursprünglichen Einheit neue Individuen bilden. Bei *Trichoplax* haben wir nun mit reiner Architomie, vielleicht Hemitomie als Dissektion zu thun, was sie von allen übrigen Teilungen bei Metazoen trennt, mit Ausnahme der selten vorkommenden Hemitomie der Embryonen oder kleiner Larven, die ebenfalls ohne Regeneration bewerkstelligt wird.*) Mit den sonstigen Teilungsvorgängen bei Metazoen hat die Architomie der Trichoplaciden nur das Eine gemeinsam. dass im Zeitpunkte der Teilung die Körpermasse der Schizonten genau der Totalität des Muttertieres entspricht. (Vgl. Kennel, **2**).

Obiges dürfte genügen, um jeden Vorurteilsfreien zu überzeugen, dass die Teilungsfähigkeit der Turbellarien selbst im Rahmen phylogenetischer Denkungsweise keinen abstammungsgeschichtlichen Wert haben kann und dies nicht nur für unseren Spezialfall, sondern im allgemeinen.

Im Fortpflanzungscyklus des *Trichoplax* begegnen wir übrigens einem Vorgange der Concrescenz, wie er im Bereiche der Metazoen nicht wiederkommt und lediglich bei jungen Entwickelungsstadien hie und da als atavistische Reminiscenz erfolgen kann.

Ausser bei Turbellarien, hat man für *Trichoplax* auch bei Poriferen verwandtschaftliche Beziehungen gesucht. Hatschek z. B., obwohl er die systematische Stellung dieses Organismus so lange nicht beurteilen will, so lange ein sexueller Zustand nicht bekannt ist, hat dessen flache Gestalt mit der scheibenartigen, abgeflachten Gestalt gewisser Spongienlarven verglichen (**3**, S. 245) und ist geneigt, die Vermutung einiger Zoologen zu teilen, *Trichoplax* sei eine zurückgebliebene oder sonstwie verselbständigte Larvenform der Spongien. Wir dürften nicht allzusehr irren, wenn wir auch hier auf dieselben zwei Motive hinweisen, die für die Ableitung des Tieres von der Turbellariengruppe den Ausschlag gegeben haben: habituelle Ähnlichkeit und spontane Teilung. Hiermit sind wir auch in den Stand gesetzt, die Frage verneinend zu erledigen.

Gewisse Spongienlarven, z. B. die Larve von *Aplysilla sulphurea* (siehe F. E. Schulze, **2**, Taf. XXIV, Fig. 30, Delage, **3**, II, 1 u. A.), sind dem *Trichoplax* in der That ähnlich. Wir haben aber die Histologie dieses Tieres eingehend genug berücksichtigt, um ohne neuerliche eingehende Analyse behaupten zu können, dass die Ähnlichkeit lediglich im Habitus besteht und insofern bestehen muss, als ursprünglichste, unter gleichen Verhältnissen lebende Organismen sich auch geweblich gleichen müssen. In der Zwischenschicht des Muttertieres lebende *Aplysilla*larven besitzen aussen ein mehr oder minder gleichmässig entwickeltes, hohes, bewimpertes Zylinderepithel; einzelne Zellen desselben sind prismatisch abgekantet (ähnlich wie dies an Silberpräparaten bei *Trichoplax* zu beobachten ist), in ihrem Basalteile sind sie von dunklen Körnchen erfüllt, distalwärts mehr hyalin und haben länglich ellipsoidische Kerne. Das Innere wird von einem Gallertgewebe mit den üblichen Sternzellen u. dergl. eingenommen (Schulze, **2**, S. 415). Wie daraus ersichtlich, haben die beiden Wesen miteinander nur das Wenige gemeinsam, dass sie sich beide auf das Schema einer Parenchymula zurückführen lassen, ähnlich wie man himmelweit voneinander entfernte Organismen auf das Schema z. B. einer Leptogastrula zurückführen kann. Sonst sind ihre Gewebe, nicht nur was die Mikrostruktur der Zellen, sondern was die Zellen selbst, ihre Differenzierung in Zellarten und ihre Verlagerung anlangt, durchaus verschieden. Soviel in Bezug auf die unläugbare habituelle Ähnlichkeit.

---

*) In diesem Zusammenhange möge die höchst auffallende Gepflogenheit gewisser ausschliesslich sexueller Oligochaeten Erwähnung finden, sich in frühem embryonalen Stadium zu teilen; wie *Lumbricus trapezoides*. (Siehe Taf. VI, Fig. 18.)

Die Fähigkeit der Teilung betreffend, hat Buch (1) bei der Zucht von *Ephydatia* gesehen, dass die Larven in mehrere lebensfähige Stücke zerfallen können. Nach unseren vorausgeschickten Analysen des Teilungsprozesses wird es aber einleuchten, dass dieser Erscheinung jede Beweiskraft in Fragen phylogenetischer Verwandtschaft abgeht. Dasselbe gilt natürlich von der in verschiedenen Gruppen auftretenden Fähigkeit concrescenzartigen Zusammenfliessens einzelner Larven in eine morphologische Einheit. Aus der Poriferengruppe liegen verlässliche Angaben Nassonows (1) über die auf *Ostrea* vorkommende Gattung *Clione* vor. Das Ei dieses Schwammes kriecht amöbenartig an den Wänden des Aquariums herum, die kleinen Keime findet man oft zu mehreren gruppiert nebeneinander sitzend, was offenbar zu bleibender Verschmelzung führt, da Nassonow an einem Keimpaar, das sich an einem Kalkplättchen befand, die Concrescenz direkt beobachten konnte (vgl. l. c. p. 300—301, Taf. XVIII, Fig 5, nicht sehr klar, und Taf. XIX, Fig. 6). In Bezug auf die plasmogamisch fungierende Concrescenz bei *Trichoplax* können wir hier nichts weiter als die Thatsache konvergenter Anpassung in beiden Fällen konstatieren.

Sporadisch treten ja selbst bei hoch organisierten Metazoen, wie z. B. bei *Dreissensia polymorpha* nach Frenzel (6) oder bei Sciariden unter Dipteren, Fälle auf, wo sich junge Individuen (Velumlarven, Maden) vor Erlangung der Geschlechtsreife fast nach Art von Plasmodien zu grösseren Komplexen verbinden und dann gleichsinnig als Organe ein und desselben Willens fungieren.

Im grossen und ganzen hat der Vorschlag, *Trichoplax* in den Formenkreis der Spongien einzureihen, nur wenige Anhänger gefunden. Jedoch selbst diesen wenigen schien der Unterschied im Bau doch zu bedeutend, um das Tier geradewegs als einen Schwamm zu erklären. So hat man auch der Vermutung Ausdruck gegeben, *Trichoplax* sei ein abnorm entwickeltes Tier, nach Ehlers (1) Bezeichnung kein eunomaler, sondern paranomaler Organismus, welcher unter dem Einflusse äusserer Verhältnisse, in eine ausserhalb der Regelmässigkeit liegende Bahn gebracht wurde und in dieser sich weiter entwickelt hat. Ein Anonymus (1, S. 517—520) hat in ihm eine paranomale, in der Entwicklung zurückgebliebene und aberrante Poriferenlarve vermutet. Zu den Beweisen für die Richtigkeit solcher Annahmen soll der Umstand gerechnet werden, dass derartige Organismen stets vereinzelt zur Beobachtung gelangen, bald verschwinden und niemals sexuelle Fortpflanzung aufweisen können. Wir sehen nicht ein, warum gerade das Letztere eine notwendige Folge paranomaler Lebensverhältnisse sein sollte und würden eher erwarten, dass ein so wichtiges Organ wie die Zeugungsdrüsen, bei sonstiger Lebensfähigkeit des Organismus, zwar einer Änderung unterworfen sein, nicht aber einer vollständigen Atrophie unterliegen werde. Anderseits geben wir zu, dass bei einem vereinzelten Falle die Annahme paranomaler Entwicklung zulässig, d. h. logisch sein kann. Auch wollen wir durchaus nicht in Abrede stellen, dass bereits Formen bekannt gemacht wurden, bei denen sporadische Aberration vom normalen, morphogenetischen Geschehen viel wahrscheinlicher ist als Eunomalität. Als Beispiel möge das bekannte *Polyparium ambulans* angeführt werden, ein wurmförmiges Anthozoon mit zahlreichen Mundöffnungen und Saugnäpfchen, deren es sich beim Kriechen bediente. Der Entdecker selbst hat es als ein „exclusives, aberrantes Wesen" beschrieben (Korotneff, 2, S. 468) und die Annahme, *Polyparium* wäre ein zufällig abgetrennter und in seichtes Wasser geratener Teil einer Tiefseeaktinie, trifft vielleicht das Richtige. Wir finden aber absolut keinen Grund, etwas aberratives im Organismus der Trichoplaciden zu erblicken. Es liegen im Gegenteil mehrere Gründe vor, welche diese Eventualität gänzlich ausschliessen. Zum ersten ist *Trichoplax* nicht etwa einmal, sondern mehrmals an verschiedenen Lokalitäten und zu verschiedenen Jahreszeiten aufgefunden worden und zwar unter ganz gewöhnlichen Umständen, nicht wie z. B. die *Salinella salve* in einer geringen Quantität Wasser von sehr besonderer chemischer Zusammensetzung. Zum andern befanden sich die Aquarien, in denen er gezüchtet wurde, in gutem, normalen Zustande. In dem grösste Behälter, in welchem ich *Trichoplax* monatelang beobachten konnte, lebten ausser ihm kleine Anneliden, Corophiiden, Hydroiden, von grösseren Tieren zahlreiche Nacktschnecken und einige

Echinodermen, die sämtlich gut gediehen und Eier absetzten, welche sich weiter normal entwickelt haben. Im Aquarium mit *Trichoplax* bei F. E. Schulze befanden sich kleine Coelenteraten, wie *Cladonema radiatum*, *Cotylorrhiza* u. A., deren Verhalten ebenfalls normal gewesen. Woher also eine abnorme Entwickelung bei *Trichoplax*? Drittens ist zu beachten, dass das Tier in verschiedenen Instituten längere Zeit gehalten wurde, in Behältern, die zwar — wie dies sonstige Tierformen, die mit ihm vergesellschaftet waren, beweisen — ihren Insassen alle Bedingungen einer normalen Existenz boten, jedoch in keinem einzigen Falle die freie Natur vollständig ersetzen konnten und stets, sei es in den Temperaturverhältnissen, sei es in der Zusammensetzung und Konzentration des Wassers, in der Durchlüftung, Nahrungsgehalt etc. etc. ganz spezialisierte und niemals identische Kombinationen der wichtigsten Faktoren darstellten. Und doch, wie es aus den Angaben von Mečnikoff (Claus), Graff, Schulze, Noll, von mir und Anderen zu entnehmen ist, überall entwickelte sich und verhielt sich der in Rede stehende Organismus in der nämlichen Weise; ein höchst unwahrscheinliches, ja, unmögliches Zusammentreffen, würde es sich hier um paranomale Morphogenese handeln. Zuletzt darf man nicht vergessen, dass es ausser *Trichoplax* noch die Monticellische Form giebt, einen zweiten bestimmt organisierten und spezifisch verschiedenen Vertreter desselben Grundtypus, was ebenfalls bei Annahme sporadischer Anomalie unwahrscheinlich wäre. Somit erweist sich diese Annahme als unrichtig und kann keinen Erfolg haben. Ehlers (1, S 497), der zweifellos wegen taxonomischer Schwierigkeiten den *Trichoplax* für paranomal erklärt hat, war thatsächlich nicht im Stande zu sagen, was für Tieren, zumindest was für einem Tierkreise die vermeintliche *Trichoplax*larve entstammen soll; während er den Abstammungskreis anderer Paranomalien, wie z. B. des *Ctenodrilus*, mit Leichtigkeit bezeichnen konnte. Bei derlei Annahmen wird man überhaupt gut thun, stets vorsichtig vorzugehen. Würde man z. B alle diejenigen Tiere für unkontrollierbare Regelwidrigkeiten halten, deren Entwickelung nicht in den Rahmen einer allgiltigen Gastraeatheorie passen will oder deren Furchung gegen die Homologisierungsimperative der berühmten Trias Mollusken-Anneliden-Polycladen rebelliert, dann müsste man die weitaus grössere Hälfte des Tierreichs als „abnorm“ erklären.

Dieser Einsicht gemäss werden wir auch niemals in Versuchung kommen, Formen, wie den Geryonidenparasiten *Cunoctantha* (Korotneff, 3) oder den merkwürdig polypenartigen *Gastrodes*, der in einigen Salpenarten schmarotzt (Korotneff, 4) als abnorm behandeln, mag ihre Entwickelungsgeschichte und ihr Körperbau noch so stark von den für die übrigen Stammesgenossen als Regel erschlossenen Verhältnissen abweichen.

Wir haben bereits die Trichoplaciden als eine eunomale, weder von Turbellarien und höheren Gruppen, noch von niederen Coelenterien, wie Poriferen, ableitbare Gruppe erkannt. Wir wissen auch, dass sie histologisch einen ähnlichen, vielleicht niedrigeren Höhepunkt der Differenzierung erreicht haben als Poriferen. Diese werden nun als niedrigste Metazoen gern mit sozialen Unicellulaten verglichen und zu Zwecken phylogenetischer Taxonomie, welche jede Kluft überbrücken soll, ausgebeutet. Wenn aber Trichoplaciden in ihrer Organisation kaum so hoch stehen wie die Schwämme, so wird man sich veranlasst fühlen zu fragen, ob sie sich nicht an Protozoen als Übergangstypus angliedern liessen. Nur der Vollständigkeit halber wollen wir diesem Thema einige Worte widmen, da jeder Versuch in dieser Richtung erfolglos bleiben muss.

Man hat die Spongien wegen der Kragengeisselzellen im Gastralepithel von Choanoflagellaten abgeleitet; genau so, wie wenn man die Wirbeltiere auf Grund des übereinstimmenden Baues des Gesichtsorgans von Cephalopoden ableiten würde. Individuen was für einer Protozoenklasse müssten sich tektologisch verbinden, um in den parenchymulaartigen Körper des *Trichoplax* zu resultieren? Was für Zellindividuen haben sich in epithelialen und parenchymatösen Verband vergesellschaftet? Habituell

machen sich mehrere Anklänge an Amöben bemerkbar. Die Unbeständigkeit der Körperumrisse, die durchscheinenden Glanzkugeln erinnern an die solitär lebende *Pelomyxa*. Die Teilung ist auch bei Amöben der dominierende Fortpflanzungsmodus; ausser ihm finden wir aber selbst bei nackten, ursprünglichen Sarcodinen verschiedene andere Fortpflanzungsarten (siehe Holmann, **1**), sogar einen ausgesprochenen Generationswechsel, so dass man angesichts einer ebenso grossen Mannigfaltigkeit in der Vermehrung bei sonstigen Protozoen, keinen Anhaltspunkt gewinnen kann. Nicht anders geht es mit dem einzigen äusseren Locomotionsorgane der Trichoplaciden, den Wimpern. Nach den Untersuchungen von M. Roth, W. Engelmann und Haeckel (**4**, Kap. VI) vermag die Flimmerbewegung kontinuierlich in Pseudopodienbildung überzugehen, und umgekehrt, amöboide Bewegungsweise mittels zähflüssiger Plasmafortsätze kann durch Wimperbedeckung nach Ablauf des nötigen Umgestaltungsprozesses ersetzt werden. Beide Bewegungsmechanismen sind für den Phylogenetiker in gleicher Weise ursprünglich, indem schon die primitivsten Zellentiere die Fähigkeit besitzen, aus einfachen Pseudopodien Geisseln und Wimperhaare zu bilden, obwohl es zugleich keinem Zweifel unterliegen kann, dass Pseudopodien älter sind und dass die einfache, amöboide Bewegung einerseits mit der Ureigenschaft des Plasmas, sich zu kontrahieren und zu dehnen, anderseits mit der Kontraktilität aller Zellen bei höheren Organismen genetisch zusammenhängt. Demgemäss kann beinahe bei allen Einzelligen die Geissel- oder Wimperbewegung aufgehoben und in amöboide verwandelt werden, wie auch fast alle Proto- und Sporozoenordnungen in ihren Entwickelungscyklen in das Bereich ursprünglichster Gymnamöben einmünden. In weiterer Erwägung dieses Umstandes wird man berechtigt sein, wenn nicht zu behaupten, so doch als eine Annahme, die den grössten Grad von Wahrscheinlichkeit für sich hat, den Satz aufzustellen, dass unsere heutigen Protozoenordnungen polyphyletischen Ursprung haben müssen. Und wenn wir hinzufügen, dass auch die Vielzelligen, wenn nicht selbstverständlich, so doch höchst wahrscheinlich polyphyletischen Ursprungs sind, so ist es nur ein auf Grund obiger Überlegung gewonnener Schluss, und ein logischer Schluss.

Wir wissen aber heutzutage noch zu wenig von dem inneren Geschehen bei den mannigfaltigen Vorgängen der Zellteilung und von gegenseitiger Beeinflussung geteilter Zellen, die ihren Zusammenhang nicht aufgeben oder Verbindungen miteinander eingehen, um den Charakter jener phylogenetischen Prozesse näher zu bestimmen. An überlebenden Übergangsgliedern wird es zwar auch heute nicht fehlen, aber den *Trichoplax* können wir als solches weder verstehen noch verwerten. Die von einigen Autoren geäusserte Möglichkeit, das Tier sei vielleicht kein echtes Metazoon, sondern eine Vergesellschaftung von Einzelligen, existiert für uns nicht und braucht uns daher hier nicht näher zu beschäftigen. *Trichoplax* ist ein echtes Metazoon, wie eine *Protohydra* oder eine *Convoluta*, er nähert sich vielleicht der besprochenen Übergangsschwelle mehr als die Poriferen, aber ein Übergangsglied in der Art des *Peripatus* oder des *Amphioxus* ist er nicht und vermag zu theoretischen Konjekturen über den Metazoenursprung derzeit keinen Anhaltspunkt zu bieten. (Vgl. Frenzel, **2**, S. 579.)

Es wurde der Gedanke ausgesprochen, (Schulze, **4**, S. 97, Bütschli, **1**, S. 424—425), dass *Trichoplax* eine flach ausgebreitete Gastrula sein könnte, so zwar, dass seine untere Fläche die flächenhaft ausgestülpten Wände eines Archenterons, die Peripherie des Körpers ein Prostoma, der Rücken das animale Blatt und das innere Parenchym die Mesodermschicht einer regelrechten Gastraea darstellen würden.

Obschon ein derartiger Umwandlungsprozess an sich und mechanisch nicht unmöglich wäre, so fehlt es doch an allen positiven Daten, um eine solche Transmutation anzunehmen. Die ursprüngliche Gastrulaaxe wäre hier infolge der vollständigen Verwischung des Apicalpoles desorientiert und es wäre fraglich, ob *Trichoplax* als ein protaxoner Organismus aufgefasst werden könnte. Die Idee selbst wurde

nicht auf Grund des wirklichen Sachverhalts, sondern nur als Fortsetzung eines anderen Ideenkomplexes, im Banne der Gastraeatheorie konzipiert und will nur in diesem Sinne behandelt werden. Ich habe gezeigt, dass das Tier keineswegs mit und durch seine Ventralfläche die Nahrung aufnimmt, dass es ventral mit einem sehr oft bei ursprünglichen Organismen, z. B. bei Poriferenlarven, anzutreffenden, typischen Zylinderepithel bekleidet ist, dessen postulierte digestive Funktion durch kein histologisch sichtbares Merkmal gekennzeichnet wird, und dass diese Befunde mit der Annahme des Gegensatzes einer animalen und einer vegetativen Epithelpartie nicht vereinbar sind. Wenn der Begriff „Metazoa" nicht mit „Polycellulata" oder Gewebstieren gleichbedeutend ist, sondern ausserdem besagt, dass die betreffenden Tiere ein äusseres und ein axiales inneres Epithelgewebe und zwischen diesen beiden mindestens eine Art Zwischengewebe besitzen, so müssten wir auch die Überzeugung gewinnen, dass das Tier als ein zweischichtiges Wesen überhaupt nicht zu Metazoen gezählt werden kann. Vor allem aber fehlt jene Gastraea, aus welcher *Trichoplax* durch Abflachung hervorgegangen sein soll. Argumente, derer sich Haeckel zu diesem Behufe bedient, wie der Vergleich der Körperscheibe der Trichoplaciden mit dem Gastrulastadium gewisser meroblastischer Eier z. B. mit der sogenannten Discogastrula der Sauropsiden, welche kalottenförmig der ungefurchten Dotterkugel aufsitzt, und nach theoretischen Schemen mit ihrem aufgesperrten Blastoporus die Dottermasse aufnehmen soll, ist doch eine zu grobe Petitio principii, eine zu naive Demonstratio e demonstrandis, um als ein wissenschaftlicher Gedanke ernsthaft diskutiert zu werden. Nicht minder unrichtig wäre es, die Körperschichten eines primitiv gebauten, frei lebenden Kriechtieres mit einer „Placula" zu vergleichen, wenn man darunter nicht lediglich ein stereometrisches Schema der Architektonik, sondern gewisse, höchst vereinzelte, durch sehr spezielle lokale Verhältnisse selektiv hervorgerufene Entwickelungsstadien höherer Tiere begreifen wollte. Der Fall des *Gonium* ist nichtssagend. Mit Placulastadien anderer Organismen hat diese Flagellatenkolonie bloss entfernte habituelle Ähnlichkeit gemeinsam; nicht einmal von „analoger" Gestalt darf man hier reden. Zwischen *Gonium* und *Salinella* besteht vielleicht grössere Ähnlichkeit, trotz ihrer abweichenden Architektur, insofern sie den wichtigen Charakter der Zellverbindung und der bedeutenden, auch gestaltlichen Selbständigkeit derselben betrifft. Mečnikoff (2. S. 144) lässt *Trichoplax* secundär aus einer kugligen Form durch Abplattung entstehen, womit jede Verwandtschaft zwischen ihm und flachen Keimen eines *Cucullanus* oder *Rhabdonema* verneint wird. Vom Standpunkte der bekannten *Phagocytella*-theorie Mečnikoffs (1) müsste man im Enchymgewebe des *Trichoplax* ein fast amoeboides Mesoëntoderm erblicken, eine Art Phagocytoblast, welcher neben der Ernährung auch die Fortpflanzung besorgt, wogegen das äussere Epithel die Bedeutung eines Kinoblasts gewinnen müsste. Beides trifft hier nicht zu. Apáthy (1) fragt vermutungsweise, ob in *Trichoplax* nicht etwa jenes Stadium festgehalten und morphologisch verwirklicht wäre, wo gerade Zellen aus dem Epiblast auswandern, um die Arbeit der inneren Schichten höherer Tiere zu übernehmen. Vielleicht war für ihn bei dieser Auffassung der Mangel einer schärferen Abgrenzung zwischen dem Zylinderepithel und Parenchym und die Art, wie die Epithel- und Enchymzellen ineinandergreifen, entscheidend.*) Von allen Abstammungstheorien hat der Gedankenkreis Mečnikoffs, dem sich Apáthy gewissermassen anschliesst, jedenfalls bezüglich der Trichoplaciden das Meiste für sich. An welchem Stadium morphogenetischer Entwickelung sich die betreffenden Prozesse bei ihren Ahnen abgespielt haben mochten, wann sich namentlich die Fortpflanzung ohne Keimzellen bei ihnen als Norm gefestigt hat, ob zur Zeit, wo sie bereits den überlebenden Organismen ähnlich waren oder — was viel für sich hätte — noch zur Zeit protozoischer Vergesellschaftung von Homoplasten, lässt sich natürlich nicht sagen. Der Hinweis Apáthys (1 S. 119, Fussnote), auch *Volvox* habe an der einen (ventralen) Seite verschieden entwickelte Zellen, gehört am wenigsten hierher.

---

*) Thatsache ist, dass ich im Enchymgewebe keine Mitosen oder bloss Anzeichen von Zellteilung gefunden habe; leider auch nicht im Epithel.

Wie dem auch sei, *Trichoplax* lässt sich unter Metazoen nirgends unterbringen. Es ist jedoch der Begriff einer Mesozoengruppe statuiert worden, die als Gegensatz zu den sonstigen, wie man allgemein glaubte, aus wenigstens 3 Schichten zusammengesetzten Tieren aufgestellt, eine prinzipiell niedrigere Organisationsstufe mit nur zwei ausgebildeten Gewebsschichten umfassen und eine vermittelnde Stellung zwischen Protozoen und Metazoen einnehmen sollte. *Trichoplax*, der, obwohl sehr ursprünglich, im Rahmen des allgemeinen, auf Gastraeatheorie gegründeten Systems für heteraxon gelten muss und nach Haeckels (**1**) allgemeiner Morphologie monaxone, diplopole, amphepipede Tiere repräsentiert, liesse sich in die Mesozoengruppe sehr wohl eingliedern. Es ist folglich unsere Aufgabe, den Inhalt dieser Gruppe zu sichten und — da wir in *Trichoplax* kein Übergangsglied zu erkennen vermochten — zu untersuchen, inwiefern die Mesozoen ihren Namen rechtfertigen.

Bezüglich der *Salinella* wissen wir von vornherein, dass uns auch mit der Kategorie der diblastischen Mesozoen nicht geholfen sein wird. Sollten sich die in der Einteilung in Meso- und Metazoa realisierten taxonomischen Prinzipien als richtig erweisen, so müsste man für *Salinella* eine dritte Abteilung von Gewebstieren aufstellen, die Gruppe der Monoblastiker.

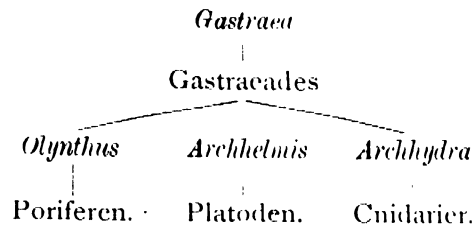
Unser Interesse wendet sich jedoch anderswo hin.

V. Abschnitt.

Zur Taxonomie der Mesozoen.

Da alle Mesozoen zweiblätterig sind und alle Gewebstiere nach Haeckels Ansicht von einer laurentinischen, zweiblätterigen *Gastraea* abstammen, so fasst er die ersteren als echte Gastraeaden zusammen. Dennoch deckt sich das Phylon der Gastraeaden nicht ganz mit der Gruppe der Mesozoen. Es ist vor allem umfangreicher und hat etwas andere Bedeutung. Haeckels Gastraeaden sind Stammtiere für sämtliche Polycellulaten; als solche behalten sie durch das ganze Leben die Urform der Gastraea (**11**). Auch wird das Hauptgewicht nicht auf die Schichtenzahl des Körpers gelegt. Metazoen sind für Haeckel dasjenige geblieben, was sie ursprünglich waren: synonym mit Polycyten. Die Gastraeaden sind demgemäss, gleich sonstigen Tierkreisen der umfangreicheren und höheren Kategorie der Metazoen subordiniert. Gastraeades bilden zusammen mit Poriferen, Cnidariern, Platoden die Abteilung der Coelenterien im Gegensatze zu Coelomarien, die mit Vermalien anheben. Sie sind diploblastisch, ebenso die Spongien; Cnidarier und Platoden sind bereits Triptoblastiker. Gastraeades umfassen mehrere Klassen, von denen eine die Mesozoen Julins und v. Benedens bilden. *Trichoplax* wird zu den letzteren nicht gerechnet. Er bildet eine besondere Klasse der Gastremarien, deren Definition (Haeckel, **15**, S. 45) besagt, dass sie ein Entoderm, einen Urdarm, einen Urmund, ein Flimmerektoderm besitzen, frei schwimmen und in einem ihrer zwei Blätter Sexualzellen entwickeln. Als die einzigen Repräsentanten dieser Klasse sind die Trichoplaciden anzusehen. Seiner Zeit habe es auch einen *Archiplax* gegeben, dessen Spermatoblasten (und Ooblasten?) noch nicht so hochgradig degeneriert waren, wie bei unserem *Trichoplax*, wo wir sie in den Xanthochlorellenklumpen anerkennen sollen. Unser *Trichoplax* ist, nach bewerkstelligter Ummodelung in eine Discogastrula, selbstverständlich auch recht eurystom geworden. Wir sehen nicht ein, warum ein *Gonium* oder eine Cucullanidenplacula in demselben Sinne auch nicht ebenso eurystom sein dürfte. Noch eurystomer wären freilich jene Mycetozoen, welche handgrosse Plasmodien bilden.

Eine andere, aus Mesozoen bestehende Gastraeadenklasse enthält morphologische Blastulae und Gastrulae, jedoch ohne Urdarm und ohne Mund.

Wir wollen es an dieser Stelle nicht unterlassen, zu betonen, dass diese Gastraeaden (die noch eine dritte Klasse, die Physemarien, umfassen) die monophyletische Stammgruppe für sämtliche Gewebstiere sind. Hier der Metazoenstammbaum in kürzester Fassung:

Archhelmis und *Archiplax* sind archicoel; acoele Turbellarien, welchen ein inneres verdauendes Parenchym zukommt, sind pseudacoel.

Ohne uns mit *Archiplax* und mit *Archhelmis*, fundamentalen Begriffen, auf welche das mächtige Gebäude Haeckelscher phylogenetischer Systematik gegründet ist, näher zu beschäftigen, wollen wir an die mehr reale Aufgabe herantreten, die ebenso wie Trichoplaciden diploblastischen Mesozoen morphologisch zu untersuchen, um Vergleiche ziehen zu können.

Zu Mesozoen gehören Dicyemiden und Orthonectiden. Nur die ersteren waren mir zugänglich und können hier eingehender gewürdigt werden. Untersucht habe ich *Dicyemmenea gracile* Wagener (= ? *Dicyemina köllikeriana* E. v. Ben., = ? *Dicyema truncatum* Whitm.), welche in Venenanhängen der mittelländischen *Sepia officinalis* schmarotzt und beinahe in jedem Exemplar in Anzahl zu finden ist. Sie gehört zu Enneadicyemiden im Sinne Whitmanns, deren Kopfkappe aus 9 Zellen, 4 propolaren und 5 metapolaren besteht. Bei der Untersuchung war es mir lediglich darum zu thun, den Charakter der Körperschichten und ihr gegenseitiges Verhältnis kennen zu lernen, nicht aber, um die noch immer offenen, mit der Lebensgeschichte dieser Tiere zusammenhängenden Fragen endgiltig zu lösen.

Die im Jahre 1839 und 1843 als Cephalopodenschmarotzer entdeckten Tiere haben ihren Namen von Kölliker erhalten*). Die ersten Untersucher, wie Kölliker, Wagener und Claparède haben bei ihnen eine Leibeshöhle beschrieben. Sie existiert aber nicht. Bereits von jungen Entwickelungsstadien angefangen, lässt sich der Körper der Dicyemiden als ein Epithelschlauch charakterisieren, dessen Inneres von einer einzigen verhältnismässig enormen Axialzelle eingenommen wird (Taf. VI, Fig. 11). Die ebenfalls grossen, langen, im Sinne der Körperaxe verlaufenden Zellen der äusseren Schicht befolgen, was ihre Zahl und Lage im speziellen betrifft, keine feste Norm, mit Ausnahme des vorderen Körperpoles, wo sie kurz und polygonal werden, und zu zwei symmetrischen Ringen angeordnet (Polarzellen), eine Art Kopfkappe darstellen.

Morphogenetisch wichtig ist die Frage, ob der Körperbau, ausser der Hauptaxe, keine andere Orientierungsaxe aufzuweisen hat; ob sich nicht eine Dorsal- und Ventralseite unterscheiden lässt, wodurch eine bilateral symmetrische Architektonik gegeben wäre. Dies wäre für die Frage nach der Abstammung der Dicyemiden zwar nicht entscheidend, aber von Bedeutung. Die früheren Beobachter haben diesen Verhältnissen wenig Aufmerksamkeit geschenkt. In der neuesten Zeit hat Wheeler**) in einem Beitrage zur Lebensgeschichte der Dicyemiden auf eine Verschiedenheit in der Lage der Kopfkappe („*coiffe polaire*") hingewiesen. Es giebt nach ihm orthotropale und plagiotropale Formen. Bei den ersteren, wie der Name bezeugt, sitzt die Polkappe vollkommen aufrecht, so dass die Ebene

*) Citiert nach van Beneden, 1. Diese Arbeit schliesst auf S. 1205 (der Gesamtpagination) mit dem Kapitel: „*Développement de l'embryon vermiforme*"; ich konnte nicht eruieren, ob in den weiteren Lieferungen der betreffenden Zeitschrift eine Fortsetzung erschienen ist.

**) William Morton Wheeler, The life-history of Dicyema. Zool. Anzeiger 1899.

der beiden Polzellringe von der Körperaxe senkrecht und in der Mitte getroffen wird. Bei den anderen steht der Kopf schief, indem er sich nach der einen Seite, die von **Wheeler** als die Bauchseite bezeichnet wird, hinneigt. Er giebt endlich an, dass orthotrope Arten in europäischen und amerikanischen Cephalopoden leben, während plagiotrope bloss in Europa vorkommen. Es würde sich also um durchgreifende Artcharaktere handeln. Bei ausgebildetem Plagiotropismus wäre der ganze Kopf in Mitleidenschaft gezogen. Während ein orthotropal aufsitzender Kopf in der Ausbildung seiner vier zentralen, propolaren, und der fünf peripherischen, metapolaren Zellen eine radiäre Symmetrie verfolgt, wird er — ganz nach Art vieler Echiniden — bei schiefer Orientierung bilateralsymmetrisch. Sein Umfang ist nicht mehr kreisrund. Durch mikrometrische Messung kann man sich schon bei einfacher Untersuchung der Tiere im Alkohol ohne Deckglas — sonst gelingt es nur schwer, die Kopfkappe in die richtige Lage zu bringen — überzeugen, dass der Unterschied im Längsdurchmesser (in der Richtung der Neigung) und Querdurchmesser etliche μ betragen kann*). Besonders aber in der Vertikalaxe kommt der Unterschied in der Grösse der Metapolarzellen zum Ausdruck; „ventral" liegende Zellen sind gedrungen, die dorsal gelegenen erheblich in die Länge gezogen. Ausser den eigentlichen Polzellen sprechen viele Autoren von „parapolaren" Zellen, welche sich an die Kopfkappe anschliessen und den Übergang zu gewöhnlichen Ektodermzellen des Rumpfes vermitteln. Die zumeist dreieckigen, mit ihrer kurzen Basis die Kopfkalotte von unten umfassenden, mit dem spitzen Dreieckscheitel nach abwärts gerichteten Parapolarzellen sind nach Angaben **van Benedens** bei unserer Form — die Richtigkeit der Bestimmung als Genus *Dicyemina* vorausgesetzt — in der Zweizahl vorhanden; die Zahl kann bis 4 steigen, wie bei *Dicyemopsis*, bei anderen Gattungen sollen sie fehlen. Paarige Parapolarzellen würden die Bilateralität des Körperbaues verdeutlichen und bei entwickeltem Plagiotropismus sich ebenfalls schief umgestalten müssen.

Ich selbst bin nach sorgfältigen Beobachtungen zu abweichenden Resultaten gekommen. Erstens halte ich den Plagiotropismus für **keinen taxonomisch aufzufassenden Artcharakter**, zweitens halte ich die Dicyemiden — ebenso wie die mir aus Autopsie nicht bekannten Orthonectiden — für **monaxone Organismen** ohne bilateral-symmetrische Differenzierung. Ich habe vielmehr den Eindruck davongetragen, dass die Schiefstellung des Kopfes eine individuelle Erscheinung ist, die bei einzelnen Individuen stets aufs neue entsteht, durch die Lebensverhältnisse aufgenötigt. Das weibliche Tier — und nur diese kommen hier in Betracht — ändert höchst wahrscheinlich nach Einbohrung des Kopfes in das Exkretionsepithel des Wirtes seine Lage zeitlebens nicht und es wird ihm durch lokal bestimmte Funktionen des bewohnten Organes stets eine und dieselbe Körperlage thatsächlich aufgenötigt. Durch solche, ununterbrochen wirkende Zerrung nach der einen Seite muss sich auch eine trophische Ungleichheit in den Elementen des Kopfendes einstellen und zur bleibend schiefen und ungleichmässigen Entwickelung der Polzellen führen. Als beweisend für die Richtigkeit dieser Annahme kann ich vor allem die Thatsache anführen, dass ich zwischen plagiotropalen, fast immer Exemplare angetroffen habe, welche ganz zweifellos streng orthotrop waren, — und zwar in verschiedenem Alter. Gegen den Einwand, es könnte sich hierbei um zwei verschiedene Spezies handeln, zumal orthotropale Arten sowohl in Europa als in Amerika vorkommen, habe ich einzuwenden, dass das gemeinsame Leben zweier verschiedener Parasitenspezies desselben Typus in einem einzigen Organe wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat und dass die orthotropen Formen sich durch kein einziges, noch so geringfügiges Merkmal von plagiotropen unterscheiden. Insofern die Lage des Kopfes als systematisches Merkmal zur Trennung von Arten verwertet wurde, erfordert die Systematik sicherlich eine genaue Revision.**) Zweitens kann ich in den

*) Meine grössten weiblichen Exemplare waren bis 4 mm lang, bei 0·15—0·2 mm Körperdurchmesser.

**) Dass in einzelnen Cephalopoden bei den Dicyemen eine von den beiden Lagen der *„coiffe polaire"* vorherrscht, möglicherweise auch ausschliesslich auftritt, wurde ich durch die spezifische morphologische und physiologische Beschaffenheit der Nierenanhänge erklären, wodurch sekundär ein bleibender Organisationscharakter beim Parasiten vorgetäuscht werden kann.

Parapolarzellen, deren Zahl von van Beneden in die Gattungsdiagnosen aufgenommen wurde, ebensowenig wie in der Lage des Kopfes ein konstantes Merkmal erblicken. Während sich die eigentlichen Polarzellen nicht nur durch ihre Gestalt und radiale Anordnung, sondern auch äusserlich durch abweichende Bewimperung bemerkbar machen, finde ich keinen definierbaren Unterschied zwischen den „parapolaren“ und sonstigen Ektodermzellen; das einzige wäre, dass stärkere Anhäufungen von Exkretionskörpern in den äusseren Zellen mehr in der Rumpfgegend auftreten und den Vorderteil des Körpers verschonen. Drittens besteht in der Anordnung der Ektodermzellen und in der Verlagerung der Exkretionssäckchen absolut keine Regelmässigkeit noch Symmetrie. Als systematisches Merkmal haben auch die Auftreibungen an den Endzellen am Hinterpole des Körpers Verwendung gefunden; von van Beneden wird ihre Zahl ebenfalls in den Diagnosen angeführt und auch bei unserer *Dicyemmenea* sollen sie niemals fehlen. Thatsächlich aber herrscht auch in dieser Hinsicht grosse Mannigfaltigkeit. Es giebt Exemplare mit starken, mitunter bruchsackartigen Auftreibungen der Zellen, auch der Endzellen, anderseits giebt es Individuen, bei welchen diese Auftreibungen vollständig fehlen; zu gleicher Zeit ein Beweis, dass diese Gebilde keine taxonomische, sondern physiologische Bedeutung haben. In dieser Unverlässlichkeit der Merkmale, die den gegenwärtigen Diagnosen als Basis dienen, liegt auch der Grund, warum es mir nicht gelingen wollte, die untersuchte Form mit den Arten Whitmanns und Benedens endgiltig zu identifizieren. Ich vermute, dass in der bestehenden Sonderung der Dicyemiden in Arten und selbständige Gattungen vieles wieder zusammenzuziehen sein wird.

Für den angestammten monaxonen Typus dieser Tiergruppe spricht (viertens) der Umstand, dass die Zahl der Metapolarzellen, je nach der Art 4 oder 5 beträgt, was darauf hindeutet, dass keine dorsoventrale Differenzierung im Bauplane der Dicyemen als phyletischer Einheit vorgezeichnet ist. Nach diesem Charakter lassen sie sich in enneamere und oktomere Formen einteilen, indem die vier Propolarzellen mitgezählt werden. Bei plagiotropalen Köpfchen lässt sich die Lage der 5 Metapolarzellen nicht so präzisieren, wie es Wheeler versucht hat, indem er von einer dorsalen, zwei lateralen und zwei ventralen Zellen spricht. Die Lage des Metapolarringes bei der Halsbiegung hängt vom Zufall ab, ebenso wie die Neigung selbst nicht nur in einer, sagen wir, dorsoventralen Richtung stattfindet, sondern mit einer beliebigen Schiefstellung nach rechts oder nach links verbunden werden kann. Zwischen den Metapolarzellen existiert also nicht der Gegensatz paariger und eines unpaaren Organes, wie er z. B. zwischen den fünf Längsmuskelfeldern einer *Allolobophora* besteht.

Schliesslich spricht der Körperbau des Männchens für die Richtigkeit unseres Standpunktes. Dasselbe ist monaxon, mit schiefstehender Achse und in den vier polaren Deckelzellen und den vier darunterliegenden spermatogenen Zellen kommt keineswegs Bilateralität, eher der Radiärtypus zum Ausdruck. Dies hängt mit der kreiselförmigen Gestalt und Beweglichkeit des Männchens zusammen. Das Vorhandensein eines zweizelligen, lichtbrechenden Organes stört den drehrunden Grundtypus des männlichen Tieres nicht.

Die Ektoblastzellen bieten einige Besonderheiten. Sie sind gross, schmal, spindelförmig, verlaufen longitudinal oder diagonal, sind bei den meisten Individuen scharf konturiert und sind gewöhnlichen Epithelzellen anderer pluricellulärer Tiere kaum gleichzustellen. Ihre Individualität trägt einen selbständigeren Charakter, ähnlich den Blastomeren jüngster Metazoenkeime oder den Zellen der *Salinella*. Schon an frischen Exemplaren heben sich ihre Grenzen deutlich ab, was bei echten Epithelien nicht der Fall zu sein pflegt. Ein Versuch mit Silbernitrat hat zu keinem Resultate geführt; bekanntlich misslingt er bei Imprägnation von Keimen (Gasteropoden) desto häufiger und gründlicher, je selbständiger die Blastomeren und je jünger die Keime sind. Nur in der Gegend des „Kopfes“ fügen sie sich als zelliges Mosaik zu einer höheren Einheit zusammen; hier stossen sie auch innerlich aneinander und erstrecken sich mehr in die Tiefe, da die Axialzelle nicht bis zum vorderen Ende heranreicht. Sämtliche äussere Zellen sind bewimpert; die des Köpfchens haben aber nicht nur kürzere, wie dies schon von

van Beneden bemerkt wurde, sondern auch viel dichtere Cilien, eine Folge der Einsenkung des Kopfendes in das Nierengewebe und vielleicht auch als Anhäufung von Empfindungselementen aufzufassen. Die neun Polarzellen sind auch viel dunkler gefärbt als die mitunter ziemlich durchsichtigen Zellen des Rumpfes, deshalb sind sie besonders bei jungen Individuen schwer zu unterscheiden und zu zählen. Ihre Kerne sind wie in den übrigen Zellen beschaffen, nur bedeutend kleiner. Das Plasma der Propolarzellen enthält zuweilen dichte Körnchen, dasjenige der Metapolarzellen ist bedeutend heller, obschon ebenfalls körnig. In den folgenden, als parapolar beschriebenen Zellen ist das Plasma weitmaschig und oft von grossen, fast blasenförmigen Vacuolen erfüllt. Die letzteren sind kein Kunstprodukt; selbstverständlich verschwinden sie z. B. unter Einwirkung Perényischer Flüssigkeit nicht, sind jedoch auch im Leben deutlich zu sehen, wenn auch nicht immer; wie auch die Gestalt dieser Zellen nicht mehr jene Regelmässigkeit zeigt, die an der Kopfscheibe zu beobachten ist, sondern individuell variiert und Charaktere der Rumpfzellen annehmen kann. Auch den Parapolarzellen fehlt die plasmatische Körnelung nicht, ist aber niemals so dicht wie am Pol.

Die spindelförmigen Rumpfzellen lassen im Bau ihres Plasmas zweierlei Strukturen auftreten, wabig-vacuoläre und fibrilläre. Die Maschen des Spongioplasmas sind deutlich, verschieden gross und führen in ihren Wänden tinktive Mikrosomen; ob auch im Leben, bleibt fraglich. Besonders in den schmalen Endfortsätzen der Zellen reihen sie sich immer deutlicher in der Längsrichtung aneinander, so dass plasmatische Längsfasern resultieren, die man sehr wohl als erste Ansätze zu Muskelfibrillen auffassen könnte. Gegen die Mitte verlieren sie sich nach und nach, so dass die mittlere Partie der Zellen weniger kontraktil zu sein scheint. Es kommt ihr aber eine andere, namentlich exkretorische Funktion zu. Hier sammeln sich in Anzahl die Exkrete, die übrigens im ganzen Zellkörper in Form von kleinen, unregelmässigen Körnchen ausgeschieden werden. Auch in den fibrillär differenzierten End fortsätzen fehlen sie nicht; hier sind sie jedoch stets klein, blass und wenig zahlreich, in der Mitte hingegen treten sie zu grossen Haufen zusammen und verursachen höckerartige Ausstülpungen der Körperwand. So können wir auch im Bereiche dieser Zellen selbst den Anfang einer Arbeitsteilung konstatieren. Was die Exkretkörper anbelangt, sind sie bräunlich-gelb gefärbt und sind nur negativ zu charakterisieren. In Äther und Alkohol bleiben sie unlöslich, unter Einwirkung von Säuren entwickeln sie keine Gase und werden nicht zerstört, nehmen auch keine Farbstoffe an. Zuerst erscheinen sie in Gestalt sehr kleiner Körnchen, welche oft in einer gemeinsamen Alveole eingeschlossen liegen; nach und nach werden sie zu einem grösseren, unregelmässigen Klümpchen, welches wahrscheinlich von seinem Entstehungsorte in die Mitte der Zelle überführt wird und mit anderen zusammen die erwähnte höckerige Vorwölbung bildet. In keinem einzigen Falle habe ich so starke, bruchsackartig überhängende Ausstülpungen der Körperwand beobachtet, wie sie Beneden für *Dicyemina köllikeriana* angiebt. Die angehäuften Klümpchen, von denen die einen scharf, die anderen zart konturiert, mehr sphärisch oder oblong bis hantelförmig sind und oft ein helles Lumen zu haben scheinen, bilden manchmal ganz kompakte Massen, welche das Zellplasma vollständig verdrängen. Der Kern ist dann stets gegen den einen Pol der Zelle verschoben. Es ist anzunehmen, dass die Exkrete die äussere Zellwand zum Platzen bringen und in das Lumen der Nierendrüse entleert werden.

Anders ist die Beschaffenheit und die Rolle der Axialzelle. Je älter und grösser das Exemplar, desto vacuolenreicher wird ihr Plasma. Die Vacuolen verbinden sich schliesslich zu einem System von Lakunen, während Protoplasmabrücken, vom Kern und von dem Wandbelag der Zelle ausgehend, das Innere durchsetzen. Gegen die beiden Körperenden des Tieres, wo die Axialzelle manchmal sehr eng wird, nehmen einzelne Waben das ganze Lumen der Zelle ein, liegen in einer Reihe hintereinander und ihre Wände bilden eine Art von parallelen Septen, welche die abgekammerten Räume voneinander trennen und namentlich bei dichter Gruppierung den Zellwänden in der Rückensaite von *Amphioxus* oder in den Armen eines Hydroidpolypen nicht unähnlich sind. Diese Struktureigentümlichkeit würde ich

weniger als etwaige funktionelle Differenzierungen im Riesenkörper der Zelle auslegen, als mit Waben, wie sie in eng ausgezogenen Glaspipetten in einem zähflüssigen Inhalt entstehen, vergleichen und somit für eine vornehmlich physikalische Erscheinung halten. Die Axialzelle ist die eigentliche Propagationszelle des Organismus. Desassimilate werden von ihrem Plasma niemals präzipitiert. Bevor noch das Tier ausgewachsen ist, produziert sie neue Keimzellen durch endogenetische Teilung. Stets findet man in ihr einige Keime, bei jungen Weibchen wenigstens zwei, die sich an Ort und Stelle zu Embryonen entwickeln und den mütterlichen Körper durch einen spontanen Spalt zwischen den auseinanderweichenden äusseren Zellen verlassen. Die junge endogenetisch entstandene Eizelle ist zugleich die axiale Propagationszelle des künftigen Individuums; sie giebt das Material für ein Häufchen von Mikromeren, die sie als künftige Deck-, Exkretions- und Muskelzellen umgeben.

Inwiefern die Axialzelle der Befruchtung bedarf, um endogenetisch proliferieren zu können, ob die Weibchen nur androgen (rhombogen) oder nur gynogen (nematogen) sind, oder aber beide Geschlechter — je nach dem Alter des Individuums (Protandrie, Progynandrie) oder nach den Ernährungsverhältnissen*) — zu liefern vermögen, das sind Fragen von grosser biologischer und rein morphologischer Bedeutung, auf die wir indessen nicht näher eingehen können, um nicht von dem verfolgten Thema zu weit abgeführt zu werden. Es handelt sich uns hier um das gegenseitige Verhältnis und die Bedeutung der Körperschichten, die wir in ausreichender Weise charakterisiert zu haben glauben.

Das kreiselförmige Männchen ist höher entwickelt als das weibliche Tier. In beiden Gewebsschichten ist hier die Arbeitsteilung vollständig durchgeführt. Ich führe seinen Bau direkt auf den des Weibchens zurück. Durch eine andere Entstehungsweise der Keimzellen und durch die freie, rotierende Bewegung ist hier der Körper gedrungen und kugelig, während er beim Weibchen wurmförmig geworden. Ausserdem scheint hier das ganze Tier plagiotrop orientiert zu sein, die Längsachse ist, wie bei der Erdkugel, nach der einen Seite geneigt, was einerseits durch das unpaare, lichtbrechende Organ (Sinnesorgan), anderseits durch noch nicht bekannt gewordene Eigentümlichkeiten des Befruchtungsaktes bedingt sein dürfte. Der Kopfpol ist flach kegelförmig zugespitzt, der Hinterpol abgerundet. Von der Kopfplatte blieb nur die aus vier Zellen zusammengesetzte Propolarrosette erhalten. Der Metapolarring, sowie die halsartige Verjüngung hinter dem weiblichen Köpfchen — dort wahrscheinlich als Folge der Einbohrung des Vorderendes in das Epithel des Wirtes herbeigeführt — kommt hier, der Lebensweise gemäss, nicht zur Entwickelung. Ausser zwei lichtbrechenden Zellen bilden alle anderen Zellen der Aussenschicht ein typisches Epithel und sind gleichmässig bewimpert. Im inneren Gewebe sind 4 Spermatogonien von der runden, sie aufnehmenden Urne zu unterscheiden. In den Spermatogonien entwickeln sich stecknadelförmige Spermatozoen, die auch thatsächlich in der Axialzelle der Weibchen wiedergefunden werden.

Wie man sieht, ist das Männchen in zweierlei Richtungen, architektonisch (in Bezug auf die Zahl der vorhandenen Gewebstypen) und histologisch (in Bezug auf den Grad der Differenzierung einzelner Gewebsarten) höher organisiert; so z. B. betreffs des äusseren Epithels. Beim Weibchen von *Dicyemmenea* ist noch kein echtes Epithel vorhanden. Bei *Conocyema* aus der Gruppe der Heterocyemiden, finden wir hingegen einen syncytialen Körperbelag. Die Zellen geben ihre Individualität vollständig auf und fliessen zu einer homogenen, von Kernen durchsetzten protoplasmatischen Schicht zusammen, woraus auch zu folgern ist, dass diese Formengruppe von echten Dicyemiden abzuleiten sein wird.

Bevor wir zur theoretischen Beurteilung der Dicyemen übergehen, wollen wir uns noch den Bau der zweiten Mesozoengruppe, der Orthonectiden, in Erinnerung bringen.

---

*) So glaubt Keppen (in einer nach Delage, 3, II citierten russischen Publikation: „Nabliudenia nad razmnogeniem diejemid", Odessa 1892), es existiere nur eine Form von Weibchen, die für gewöhnlich nematogen sind und bei besonders reichlicher Nahrung rhombogen werden. Diese Annahme bleibt mir unverständlich. In meinem istrischen Material waren die Weibchen zumeist gynogen. Die Männchen waren nicht häufig.

Diese, bei Ophiuriden, Nemertinen und Turbellarien schmarotzenden Polycyten von äusserster Kleinheit (bis 0·2 mm lang) bestehen im weiblichen Geschlecht aus einer spindelförmigen, soliden Masse von gleichwertigen Zellen — sagen wir es gleich, Propagationszellen — die mit einer einfachen, epithelartigen Zellschicht bedeckt ist. Diese besteht aus Zellen, die in ihrer Anordnung eine Art von Metamerie markieren und auch regionale Unterschiede in der Bewimperung aufweisen (Taf. VI, Fig. 10). Der Körper ist monaxon und im Querschnitte drehrund: es ist weder an Geschlechtsformen noch an Entwickelungsstadien irgend welches Anzeichen von primär erworbener oder in Rückbildung begriffener Bilateralität nachzuweisen. Das Männchen ist auch hier — wie bei Dicyemiden — kleiner, mobiler und zeigt eine höhere Organisationsstufe. Ausser den Propagations- und Dermalzellen besitzt es noch eine Zwischenschicht von Muskelelementen. Diese werden von Myoblastzellen geliefert, die im Embryo neben der Geschlechtszelle zu finden sind (Taf. VI. Fig. 9) und deren Kerne auch im Reifezustand persistieren; die Muskelfibrillen umgeben spindelförmig die innere Zellmasse und reichen bis zu den beiden Polen des Körpers. Beim Weibchen werden ebenfalls Muskelfibrillen beschrieben, doch dürfte man mit einem Beobachtungsfehler zu thun haben. Wie Delage zutreffend bemerkt, ist eine Längsstreifung unter dem Dermalepithel nur bei solchen Weibchen sichtbar, die bereits einen Teil ihrer Keimzellen durch einen Riss entleert haben; die vermeintlichen Muskelzüge seien nichts anderes als Falten, die in der Tunica propria der inneren Zellmasse nach partieller Entleerung entstehen. Bei weiblichen Keimen, die sich in sackförmig deformierten Eltertieren entwickeln, kann man zwar an der Peripherie der inneren Zellmasse eine fast epithelartig abgehobene Zelllage unterscheiden, die man eventuell als eine mittlere Schicht auffassen und mit den postulierten Muskelelementen in Verbindung bringen könnte; in Anbetracht des Umstandes, dass bei erwachsenen Formen ausser jenen problematischen Streifchen keine Myoblastkerne zu sehen sind, würden wir jedoch diese Schicht als ein temporäres Keimepithel auffassen. Von Interesse ist die Eigentümlichkeit der sackartig deformierten Weibchen, dass ihr Dermalepithel sich in ein Syncytium verwandelt, genau so wie das bei Heterocyemiden ständig beobachtet wird.

Das Verhältnis der Form zur Geschlechtsreife ist auch hier noch vielfach unaufgeklärt. Nach Julin giebt es bei *Rhopalura giardi* Sexualpolymorphismus, und zwar zwei Formen von Weibchen. Die von uns als Orthonectidentypus beschriebenen liefern nach vorausgehender Befruchtung ausschliesslich Männchen, die anderen haben das Aussehen flacher, unsymmetrischer Säcke und zerfallen parthenogenetisch, nach Art von Trematodenredien, in eine Anzahl junger Weibchen; nach anderen Autoren entstehen in den Säckchen nur Männchen, oder aber beide Geschlechter zugleich, worauf die Befruchtung vollzogen wird.

Bezüglich der Entwickelung der Keimzellen ist hervorzuheben, dass die erste Furchung in äquatorialer Richtung und beinahe adäqual erfolgt und von den zwei Hemimeren des Eies die obere die Genitalzelle ist und sich nur langsam weiter furcht, während die untere die Elemente der äusseren Schicht liefert, von der die Genitalzelle epibolisch umwachsen wird (Julin, **1**, Taf. I, Fig. 8—29).

Das sind die wichtigsten Thatsachen aus der Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Dicyemiden und Orthonectiden.

Wie soll man nun ihren Organismus mit anderen Metazoen vergleichen? Können unsere Trichoplaciden als Diploblastiker mit diesen Tieren in eine systematisch einheitliche Gruppe zusammengefasst werden oder bedarf die Definition der Mesozoen einer Korrektur?

Julin (**1**, p. 49) definiert die Mesozoen als polycyte, aus bloss 2 Zellarten gebaute Organismen. Fast wörtlich ebenso lautet die Diagnose van Benedens über Dicyemiden (**3**, p. 226). Ihnen, als

nichtsegmentierten, viviparen Tieren stellt er die (wenigstens als Männchen) segmentierten (*„annelées“*) Orthonectiden entgegen.

Gegen diese Taxonomie der Hauptmonographen haben wir manches einzuwenden.

Van Beneden (**3**, p. 223 ff.) hat sich die Frage gestellt, ob die Körperschichten dieser Parasiten mit den Keimblättern anderer Metazoen verglichen werden können. Er kommt auf Grund morphologischer und embryologischer Verhältnisse zu der Einsicht, dass hier eine Homologie wirklich durchzuführen ist und zwar haben ihm hierbei die Thatsachen der Entwickelungsgeschichte den Ausschlag gegeben.*) In der Aussenschicht sieht er das Ektoderm, in der inneren Zelle, beziehungsweise Zellhaufen, sieht er das Entoderm. Er kann daher seine Mesozoen in der Richtung charakterisieren, dass es gastraeale Organismen sind, deren Entoderm Geschlechtsprodukte liefert. Sie werden von ihm mit jenen Keimen von Darmtieren in Parallele gestellt, wo die den Darm liefernden Entomeren von den Mikromeren epibolisch umwachsen werden. Wenn nur die Lage über die Benennung der beiden Gewebsschichten entscheiden soll, dann wäre diese Anschauung richtig; alles, was das Innere einnimmt, ist Entoderm, alles, was als Dermalbelag fungiert, Ektoderm.**) Abgesehen davon, dass in der Keimblätteranlage, namentlich in der Lage des Urmundes ein prinzipieller Unterschied vorhanden ist, wäre das der richtige Standpunkt der Vergleichung der Gewebe des Körpers als Gewebsschichten. Mit der Gastraeatheorie hat er nichts zu thun, weil die Funktion des inneren Gewebes als Darm oder irgend ein anderes Organ nebensächlich ist. Es ist der eigentliche Standpunkt der „Blätter“lehre. Von solchem Standpunkte aus kann man jedoch nur die Dicyemiden als Mesozoen, d. i. Diploplastiker, definieren. Die Orthonectiden besitzen im männlichen Geschlecht ein als Körperschicht gut charakterisiertes drittes Keimblatt, die Muskelschicht. Unzureichend ist der Einwurf **Julins**, diese Zwischenschicht sei kein selbständiges Mesoderm, sondern nur eine äussere, histologisch veränderte Zelllage des Entoderms; denn mit dieser Auffassung verlässt man den ursprünglich eingenommenen Standpunkt.

Ist man hingegen geneigt, den Begriff des Entoderms mit dem Begriffe eines Urdarmes zu verknüpfen, wodurch die Homologisierung jedenfalls tiefer begründet wird, dann wird man bei beiden Gruppen nach einem Entoderm vergeblich suchen. Das war der Ausgangspunkt **Mečnikoffs** (**1**), wenn er die Mesozoen als darmlose Tiere bezeichnete, die sich aus zwei Schichten, einer ektodermalen und einer mesodermalen, aufbauen. Propagation und Muskelbildung ist für ihn eine Angelegenheit des Mesoderms; das Entoderm verdaut und assimiliert; eine morphologisch-physiologische Grundlage für Aufstellung von Homologien. Dagegen will **Mečnikoff** unsere beiden Gruppen von einander trennen und zwar auf Grund der grossen Verschiedenheit in der Fortpflanzung. Damit begeht er indessen, ähnlich wie die ersten Diagnostiker der Mesozoen, eine formal-logische Inkorrektheit. Es wird für ihn die Funktion, verbunden mit der Lage des gleichmässig fungierenden Gewebes in der Gesamtarchitektonik des Körpers nicht mehr massgebend; er verlangt neue Parallelen. Und diese Parallelen existieren in diesem Falle thatsächlich. Die Spermatogenese beim Männchen stimmt in beiden Gruppen vollständig überein. Beim Weibchen ist der Gegensatz nur scheinbar. Einen Unterschied kann ich nicht einmal in dem Zeitpunkte der Vermehrung der Sexualzelle, sondern nur in der Art der Teilung erblicken. Wie wir oben gesehen haben, produziert das Weibchen von *Dicyemmenea* schon in jungen Entwickelungsstadien neue Keimzellen, die in der Axialzelle zu finden sind; mit dem Wachstum des Tieres vergrössert sich auch die Zahl der vorgebildeten Keime. Bei *Rhopalura* beginnt die Sexualzelle ebenfalls in frühen embryonalen Stadien sich in Keimzellen zu teilen, so dass schon ganz junge Weibchen eine Anzahl derselben in ihrem Inneren bergen; dass die Keimzellen weit zahlreicher sind als bei Dicyemen, ist von untergeordneter Bedeutung. Der Unterschied bezieht sich demnach nur auf die Form der Oogenese,

---

*) Vgl. **Wilson**, **4**. **) Vgl. **Schimkiewitsch**, **1**.

aber auch hier ist er nicht prinzipiell. Der Zellkern der Axialzelle produziert auf mitotischem Wege eine Anzahl von Tochterkernen, die sich mit einer Schicht des mütterlichen Cytoplasmas umgeben und junge Zellen darstellen. Es findet endogenetische Zellvermehrung statt im Gegensatze zu der gewöhnlichen Zerfallteilung in der Sexualanlage der Orthonectiden. Dass auch dieser Gegensatz von sekundärem Charakter ist, beweist die Oogenese bei höheren Metazoen. Wenn wir nämlich bei gewissen Oligochaeten sehen, dass die proliferierende Zelle in der Gonade durch endogenetische Teilung eine bedeutende Anzahl von Zellen hervorbringt, von denen eine zum Ei wird und die anderen als Abortiveier der Resorption unterliegen, so dass das ausgewachsene Ei im Körper der ursprünglichen Mutterzelle wie in einem Follikel eingeschlossen liegt, so machen wir keinen Versuch, die betreffende Annelidenform von den übrigen als taxonomisch verschieden zu trennen. Ausserdem besitzen sowohl Dicyemiden- als Orthonectidenweibchen die Fähigkeit, parthenogenetische Generationen hervorzubringen, es sind dies die sogenannten „nematogenen“ Individuen bei *Dicyemmenea* und die sackförmigen Weibchen bei Rhopaluren. Sonstige Unterschiede, wie sie zwischen den beiden Gruppen von Beneden hervorgehoben werden, können wir auch als trennende Merkmale nicht gelten lassen; hierher gehört die „Segmentierung“ des Körpers und die „vivipare“ Fortpflanzung der Dicyemen im Gegensatze zu der „oviparen“ bei Orthonectiden.

Für uns kann es mithin keinem Zweifel unterliegen, dass sich diese beiden Klassen nach Benedens Vorgang als eine taxonomisch einheitliche Gruppe behandeln lassen, wenn man nur diese Gesamtgruppe anders charakterisiert. Wir sind weder zu sagen berechtigt, dass es Entodermtiere (gleichbedeutend mit Darmtieren) sind, deren Darm als Geschlechtsdrüse fungiert, noch beide für zweischichtig zu halten und die Existenz eines „Mesoderms“, dessen Myoblasten thatsächlich eine vollständige Gewebslage bilden, in Abrede zu stellen.

Vergleicht man nun mit diesen verwandten Klassen die Trichoplaciden als dritten Formenkreis, so wird man sofort einsehen, dass sie sich zwar als diploblastische Organismen den Dicyemiden an die Seite stellen lassen, und dass sie mit ihrer kaum anhebenden Muskelbildung eine niedrigere Entwickelungsstufe im Vergleich zu den Orthonectiden, deren Männchen eine höhere Stufe bereits erklommen haben, darstellen, jedoch ausser der blossen Thatsache der Zweischichtigkeit sowohl in der Körperform und Struktur dieser Schichten als in der physiologischen Funktion derselben ausserordentlich verschieden sind. Zum Teil liegen sogar bei ihnen die Verhältnisse umgekehrt; so in Bezug auf Ernährung. Die Dicyemiden nehmen ihre Nahrung in die Dermalzellen auf, dort wird sie verdaut und assimiliert, sodann als Desassimilate präzipitiert und nach aussen entleert, während sich die Axialzelle passiv verhält und nur genährt wird: bei *Trichoplax* findet der Stoffumsatz vornehmlich im Parenchym statt, wo man auch die Exkretionsreservoire findet. Wir gewinnen schon jetzt den Eindruck, dass das Vereinigen und Voneinanderscheiden der Organismen auf Grund der Schichtenzahl des Körpers etwas Zufälliges und Oberflächliches sein dürfte und als Grundlage zur allgemeinen Taxonomie der Tiere nicht dienen kann.

So hat die Systematisierung der parasitischen Gruppen in der That nicht befriedigt und ununterbrochen mehren sich neue Projekte und Vorschläge.

In ursprünglicher Fassung wurden sie vor allem von Huxley und Giard, dem ausgezeichneten Orthonectidenkenner, anerkannt. Viele Autoren wollen den Begriff der diploblastischen Mesozoen als einen den Metazoen gleichwertigen Stamm nicht aufrecht erhalten und sind meistens geneigt, beide Klassen — ähnlich wie man es mit *Trichoplax* versucht hat — von höher organisierten Würmern abzuleiten. Über die Klasse der Würmer, von der die Mesozoen abstammen sollen, ist man nicht einig. Leuckart dachte an Trematoden — vielleicht wegen gewisser Analogien in der Fortpflanzung, Keppen an Planarien, Giard spricht gar von Rotiferen. Pagenstecher fasst sie als niedere Plathelminthen unter dem Kollektivnamen „Mionelminthes“ zusammen. Er vermeidet den Namen „Mesozoa“ als „präjudizierend“ (siehe Braun, **1**, S. 296) und hebt in der Diagnose hervor, dass sie ein einschichtiges

Ektoderm, ein höchstens einschichtiges Mesoderm und ein einzelliges oder mehrzelliges Entoderm, welches als Keimgewebe fungiert, besitzen. Trotzdem diese Diagnose sehr breit gefasst ist und fast zu viele Alternativen enthält, um eine wirkliche Tiergruppe taxonomisch zu umschreiben, ist sie dennoch ungenügend, wenn man in die Gruppe auch die Trichoplaciden mit einbeziehen wollte. Wir haben übrigens gar keinen Grund, diese sowohl strukturell als histologisch sehr ursprünglich organisierten Tiere für degenerierende Abkömmlinge höherer Platoden zu halten. Sonst verlieren sich die histologischen Merkmale von Gewebsarten, die bereits einmal stark differenziert waren, niemals so vollständig, wie wir das z. B. an dem Aussenepithel der Dicyemiden beobachten, wo die Zellen fast alle primären Funktionen des Organismus simultan besorgen. Viel begründeter ist die Aufstellung eines selbstständigen Kreises für Mesozoen, ohne sich in Ermangelung eines jeden Anhaltspunktes über die mutmassliche Blutsverwandtschaft mit Plathelminthen näher auszusprechen. Dieser Kreis ist mit Würmern, Articulaten und anderen Metazoenkreisen zu koordinieren, nicht aber den triploblastischen Metazoen an die Seite zu stellen. Delage setzt sie an die Spitze der Vielzelligen, doch vor die Poriferen, behält aber den Namen „Mesozoa", welcher wirklich präjudizierend klingt. Er betont jedoch selber (**3**, II, 1), dass diese Eingliederung in das System nur als provisorisch zu gelten hat. In der Gruppe selbst unterscheidet er drei Klassen, deren Namen sehr glücklich gewählt wurden, indem sie eine Charakteristik des Bauplanes der Tiere enthalten: Mesocoelia, mit innerer Verdauungshöhle (*Salinella*), Mesenchymia, mit parenchymatösem inneren Gewebe (Trichoplaciden) und Mesogonia, mit innerem Propagationsgewebe (Mesozoen im Sinne van Benedens und Julins). So zutreffend diese Bezeichnungen sind, können sie dennoch als eine höhere systematische Kategorie niemals zusammengefasst werden. Zwischen Mesocoelien und Mesenchymien besteht z. B. ein prinzipieller Gegensatz so allgemeiner Natur, dass es nicht nur unwissenschaftlich aber auch unzweckmässig ist, diese selbständigen Typen synkategorematisch zu verbinden. Es leuchtet ein, dass das bunt zusammengewürfelte Gastraeadenphylon Haeckels, wo wir noch weitere heterogene Bautypen auf eine einheitliche Basis zurückgeführt finden, noch weniger berechtigt ist als der rein praktische Versuch Delages. Nach Haeckel gehören die Mesozoen nicht wegen der Schichten ihres Körpers zu Gastraeaden, sondern weil wir in ihnen das Stadium der Blastula und Gastrula vor Augen haben sollen (**15**, S. 47); wir erfahren freilich nicht, inwiefern. Das Reifestadium hat hoffentlich mit einer Darmlarve oder mit einer Hohlkugel gar keine Ähnlichkeit. Embryologisch kommt dasselbe zustande durch Vermehrung der Mikromeren, die sich um die Stammzelle einschichtig gruppieren. Ein solcher Körperbau kann einfach auf eine andere Weise nicht erreicht werden, und wie man bei einem Häuflein von wenigen Zellen von Gastrulation und einem Prostomum reden kann, ist unerfindlich.

Nach Lang (**2**, S. 56, 57) sind Mesozoen ebenfalls Gastraeaden, sie werden jedoch zusammen mit Poriferen und Cnidariern unter Coelenteraten gestellt. Coelenteraten sind nach Lang Organismen mit wohlentwickeltem, vom Ekto- und Entoderm scharf gesonderten Mesoderm, der Darm mündet durch eine einzige Öffnung nach aussen, Leibeshöhle und Blutgefässsystem fehlen, dagegen sind Exkretionsorgane vorhanden. Als Gastraeadenklasse gehören hierher ausser Orthonectiden und Dicyemiden noch Physemarien, mit einem syncytialen, von Fremdkörpern durchsetzten Ektoderm und einem Innenepithel, in welchem Kragenzellen und Propagationszellen auftreten. Physemarien, zu denen kelchartige, zweischichtige Tiefseeformen, wie *Haliphysema* oder *Gastrophysema* gezählt werden (Formen, die übrigens höchst wahrscheinlich einem ganz anderen Tierkreise angehören), sollen nach der Phylogenie Haeckels geradezu das Stadium der Archigastrula verwirklichen. Aus dieser Beurteilung von Tieren, deren Gastralraum drei verschiedene Zellsorten von verschiedener physiologischer Bedeutung aufzuweisen hat, ergiebt sich klar, dass bei Haeckel im Bedarfsfalle nur das morphologische Kriterium entscheidet, nicht aber das physiologische; sonst würde eine so vielfach differenzierte Metazoenform trotz ihres monaxonen Baues mit rundem Querschnitt nicht als Archigastrula, identisch mit *Gastraea*, bezeichnet werden können.

Zudem ist es gar nicht sicher, ob die Mundöffnung dieser *Olynthus*-artigen Kelche wirklich dem Prostoma der *Gastraea* entspricht oder auf dem animalen Pole sekundär durchbricht, nachdem sich das Tier nach Art einer Spongienlarve festgesetzt und den ursprünglichen Mund zum Schwunde gebracht hat. Dies würde natürlich die Theorie von der Archigastralität der Gastraeaden zu Staub ziehen.

Eine andere Einteilung hat W. Schimkewitsch (1) vorgeschlagen. Ohne Übergangsklassen zwischen „Monozoen" und „Polyzoen" anzunehmen, teilt er die letzteren in Radiaten (mit Coelenteraten und Poriferen) und Bilaterien. Ursprünglichste Bilaterien sind Acoelomier, wie die Plathelminthen; höher als Pseudocoelomaten stehen die Nemathelminthen und Trichhelminthen, darunter unsegmentierte und segmentierte Formen, parasitische Organismen, wie Dicyemiden und Orthonectiden. In diesem Systementwurfe wird offenbar an die Idee Giards angeknüpft, Orthonectiden und Dicyemiden von Rotatorien — wegen der Gestalt der Dicyemidenmännchen — abzuleiten. Es müsste vor allem erwogen werden, was primär ist, Bilateralität oder Monaxonie, und zwar im allgemeinen, da wir in den Mesozoen monaxone Organismen erkannt haben. Das eine steht aber von vornherein fest, dass es widersinnig wäre, diese Begriffe in ein anderes Verhältnis bringen zu wollen, als dasjenige der Coordination. Coordiniert, können Bilateraltiere mit Monaxonen in eine gemeinsame systematische Gruppe gehören; allerdings nur im Rahmen eines physiologisch-morphologischen Systems; in dem morphologisch-gastraealen wäre das ein Anachronismus. Bei rein morphologischer Vergleichung kommt man immer auf die Frage zurück, ob die Zahl der Gewebsschichten oder der Bauplan des Körpers an sich, also promorphologische Momente in den Vordergrund treten sollen. In dem Kollektivnamen „Polyzoa" wird der Nachdruck augenscheinlich auf die Vielzelligkeit, auf Vergesellschaftung von Einheiten gelegt. In diesem Sinne sind nach A. Hyatt schon die Phytomastigoden echte Polyzoen, insbesondere Mesozoen. Frenzel kann nur eine *Salinella*, nicht aber die Rhombozoen v. Benedens (= Dicyemiden + Orthonectiden) als echte Mesozoë ansprechen. Für ihn ist eben die Schichtenzahl massgebend; die Vielschichtigkeit charakterisiert die Metazoen, folglich bildet ein einschichtiger Organismus ein mesozoisches Übergangsglied *). Thatsächlich aber ist weder in der *Salinella*, noch in Dicyemiden, noch in Trichoplaciden das wahre Bild des phylogenetischen Überganges erhalten.

Im Sinne der Phylogenie Haeckels sind seine Gastraeaden darmführende Polyzoen, Enterozoen. Dicyemiden aber sind — nach dem Schema der massiv mit Zellmaterial gefüllten „Sterrogastrula" — Sterrozoen. Es wird denn auch ihr Körper von P. und F. Sarasin (1) als eine zweischichtige Sterrogastrula aufgefasst; ein einschichtiges Blastoderm umgiebt einen ein- bis vielzelligen Lecitho- oder Archiblast. Den Ausgangspunkt Haeckels bildet nicht eine phytoflagellatenartige *Blastaea*, sondern eine massive, homocelluläre Morula. Wie weniger wahrscheinlich diese Annahme im Vergleiche mit der *Volvox*hypothese Claus-Mečnikoffs ist, braucht nicht auseinandergesetzt zu werden. Niederste Metazoen sind aber nach Haeckel Morozoen, folglich Ablastodermiker. Wenn ich den Ideengang richtig auffasse, werden die nächst jüngeren Metazoen, nach einem total unbegreiflichen, besonders physiologisch unbegreiflichen Prozesse, Blastaeaden geworden sein, einschichtige Blastodermiker. Aus ihnen wären Gastraeaden hervorgegangen, eine Sippe von universeller Bedeutung, da sich aus ihnen sämtliche spätere Metazoen entwickelt haben, wie uns das durch das universell auftretende Gastrulastadium an jeder Ontogenese demonstriert wird. Durch langwierige cenogenetische Umformung, namentlich durch ununterbrochen um sich greifende Zurückversetzung adaptiver Eigenschaften, wie die Ausstattung der ausserhalb des mütterlichen Organismus zur Entwickelung gelangenden Keimzellen mit Nährdotter, in die frühesten Stadien der Ontogenese, wurde die primär embolische Gastrulation vielfach „unmöglich" gemacht und ist allmählich in epibolische Umwachsung, diskoidale Furchung u. dgl. umgewandelt worden. Daraus ist aber formal nur der eine Schluss zulässig, dass wir in den Mesozoen

*) Vergl. in diesem Zusammenhange einige Gedanken in Willeys Arbeit über *Ctenoplana*.

keine ursprünglichen Verhältnisse, keine „Gastraeaden" vor uns haben, sondern Abkömmlinge jener vierten oder fünften Entwickelungsepoche der Metazoen, wo durch zahlreiche Faktoren sekundärer Natur, welche eine vielfache Komplizierung der Organisation im Reifestadium voraussetzen, die „Fälschung" der Entwickelungsgeschichte bereits vollzogen war. Im Sinne der Haeckelschen Phylogenie müsste man demnach die beiden uns interessierenden Gruppen — von Physemarien sehen wir jetzt ab — als durchaus abgeleitete Gruppen irgend einem Tierkreise angliedern. Diejenigen Forscher, die es gethan haben, haben also logisch korrekt im Sinne gastraealer Abstammungstheorie gehandelt.

Wie oben erwähnt wurde, hat man diese Ableitung in verschiedenen Richtungen durchzuführen versucht. Leuckart, Mečnikoff, Whitman dachten an parasitische, stark rückgebildete Helminthen, namentlich an geschlechtsreif gewordene Distomeenembryonen (vgl. Giard, 1). Julin sagt diesbezüglich: „Ils ne peuvent donc ni par leur developpement ni par leur constitution chez adulte être considérés comme des organismes à trois feuillets, c'est-à-dire comme des Métazoaires, mais comme des organismes à deux feuillets épitheliaux, c'est-à-dire comme de Mésozoaires" (1, p. 47). Wir wissen bereits, dass der Gegenwand Julins nicht ganz richtig ist und dass es andere Gründe giebt, welche eine Ableitung dieser einfach gebauten Tiere von den histologisch einseitig differenzierten, bilateralen Plattwürmern nicht zulassen. Nicht zuletzt die Fähigkeit mancher Dicyemiden, wie der *Conocyema polymorpha*,*) polyzoische Vereinigungen rhombogener Individuen zu bilden, wobei die Individualität proliferierender Weibchen gänzlich unterdrückt wird, eine Fähigkeit, die wir im Bereiche bilateraler Polycyten nirgends wiederfinden. In dieselbe Reihe gehört der Vorschlag Hatscheks, die Mesozoen, anstatt mit Würmern, mit Cnidariern zu verbinden und als eine Anhangsgruppe, Planuloidea, zu behandeln. Die Weibchen der Dicyemiden werden hier also, wie ersichtlich, der Planulalarve der Cnidarier morphologisch gleichgestellt. Die einzigen Merkmale, welche diesen beiden Organismen gemeinsam sind, sind unseres Erachtens heteropole Monaxonie, Darmlosigkeit und — Bewimperung. Ob diese Konkordanz genügt, um einen phylogenetischen Schluss darauf zu stützen, mag dahingestellt bleiben. Dass die Keimzellen der Mesozoen auch in dieser Konjektur mit Entoderm gleichbedeutend sind, versteht sich von selbst.

Auch diejenigen Autoren, die sich für die Ursprünglichkeit der Mesozoen erklärt haben, gehen in ihren Urteilen auseinander. Nach Goette (2) sind aus Einzelligen, Monoplasten, sterrogastrale Wesen hervorgegangen; aus Monoplasten werden zunächst Homoplasten, nachher entwickelt sich ein Unterschied zwischen dermalen Geisselzellen und dem inneren, aus Keimzellen entstehenden Parenchym. Nach Salensky (1) handelt es sich ebenfalls um eine zweischichtige Genitogastrula, deren Ektoblast sich typisch verhält, während der Endoblast ursprünglich von amöboiden, Nahrung aufnehmenden Propagationszellen gebildet wird. Das Entoderm fungiert also als ein „Fagogenitoblast". Demgegenüber hebt Kleinenberg (2) hervor, dass zur Charakterisierung der Keimzellen der Begriff der Keimblätter gar nicht gehört; jene seien bereits damals vorhanden gewesen, als die Urahnen der Coelenterien noch homoplastisch gebaut waren und ein Gegensatz zwischen Ektoblast und Entoblast noch gar nicht herangezüchtet war.

Wie man sieht, so viele Autoren, so viele Voraussetzungen und Schlüsse.

Wie dem auch sei, auf Grund der vorausgeschickten Auseinandersetzung müssen wir die Überzeugung gewinnen, dass sowohl die Trichoplaciden als die Mesozoen im Sinne Julins unmöglich für Urdarmtiere gehalten werden können und überhaupt mit dem Begriffe der Gastrulation nichts Gemeinsames haben.

*) Nach van Beneden, Arch. Biol. T. III, p. 82; Tafel VIII, Fig. 18.

Bezüglich der Dicyemiden können wir hier keine systematische Kategorie für sie in Vorschlag bringen, da wir die hochwichtigen Eigentümlichkeiten der Fortpflanzung nicht erörtert haben. Auf Grund und im Rahmen gegenwärtiger biologischer Kenntnisse können wir aber auch an dieser Stelle diese Gruppe als ursprünglich einfache bezeichnen. Die Tiere sind protacoel.

Für die Trichoplaciden müssen wir eine besondere Kategorie statuieren. Heutzutage lässt es sich noch unmöglich sagen, welche Merkmale aus der Mannigfaltigkeit des Tierlebens herauszugreifen sind, um in Grundzügen wenigstens annäherungsweise das natürliche phyletische System der Vielzelligen zu erhalten. Wenn wir auf die zweifellos prinzipiell wichtige Ernährungsweise unser Augenmerk richten, sind wir genötigt, Trichoplaciden, Dicyemiden und Orthonectiden als ursprüngliche Anenterien, als Protacoelier auf die unterste Stufe der Vielzelligen zu setzen und dem Rest der Metazoen, den Protenterien (Enterozoen) entgegenzustellen. Von Schichten wird hier gar nicht geredet. *Salinella* gehört zu Protenterien. Im Gebiete der Protacoelier müssen wir Trichoplaciden von den übrigen sondern und in einer Subkategorie als Placulaeaden unterbringen. Bei Anwendung dieser Bezeichnung wird in keiner Richtung vorgegriffen.

Die zwei zur Zeit bekannten Gattungen *Trichoplax* und *Treptoplax* können wir eventuell als Vertreter zweier Familien auffassen: Holotricha und Hemitricha.

Was die *Salinella* anbelangt, so wäre dieselbe als ein monoblastischer Organismus im Kreise der Protenterien genügend charakterisiert. Da wir indessen weder in der Zahl noch in der Folge der Körperschichten ein phyletisch natürliches Kriterium erblicken können, werden wir in ihrer Entwickelung, in der ganz besonderen Individuation dieses Tieres ein physiologisch begründetes Merkmal finden, welches die *Salinella* von allen übrigen trennt. Zwischen ihr und den Protacoelien haben wir keine Beziehungen aufgedeckt. Deshalb ist für uns die Behauptung Apáthys, sie sei phylogenetisch wichtig, als Übergangsglied zwischen *Volvox* und *Trichoplax*, als irrig erwiesen und die Behauptung, sie sei phylogenetisch wichtiger als die Dicyemiden, gegenstandslos geworden. Dem Urteilenden imponiert hierbei die Körperschichtung als eine wesentliche Eigenschaft und er betont, man könne zwischen ihr als einem monoblastischen und den dreischichtigen Metazoen — vom *Trichoplax* abgesehen — kein zweischichtiges Bindeglied auffinden. Auch dieser Standpunkt ist unrichtig. Eine ganze Kette von Formengruppen führt von zweischichtigen Organismen über den Poriferen- und Coelenterienkreis zu echten Triploblastikern. Schon bei Placulaeaden giebt es mehrere Sorten von Enchymzellen; schreitet ihre Differenzierung im Wege der Schizocoelie zur Ausbildung enterischer Räume, dann müssen sich die anliegenden Zellen den veränderten Verhältnissen sofort anpassen und die scheinbare Kluft zwischen einem zwei- und mehrschichtigen Organismus ist überbrückt.

Die blosse Thatsache, dass die Protacoelier nicht hypothetisch — wie die *Gastraea* — sondern in der Wirklichkeit und als verschiedene, leicht und sicher zu sondernde Formen existieren, bildet einen schwerwiegenden Einwurf gegen die Richtigkeit gastraealer Phylogenie. Gleichzeitig bietet sie uns einen überaus wichtigen Anhaltspunkt, der uns, neben anderen, „entwickelungsmechanischen" (physiologischen) und rein morphogenetischen Thatsachen bei Erschliessung der ontogenetischen und phylogenetischen Entwickelungsgeschichte der Metazoen behilflich sein kann.

Lassen wir noch das Wort einem hervorragenden Phylogenetiker (Lang), wie er die Ergebnisse, richtiger gesagt, Schlussfolgerungen gastraealer Ableitung zusammenfasst. Die ursprünglichsten Metazoen bestehen aus zwei Schichten, einem Ektoderm und einem Entoderm, woraus gewöhnlich eine Invaginationsgastrula resultiert. Daraus ist zu ersehen, dass:

1. Alle Metazoen von einer gemeinsamen Stammform abstammen, welche im wesentlichen den Bau eines niederen Coelenteraten besass; diese hypothetische Stammform, die *Gastraea*, tritt bei allen Metazoen als Durchgangsstadium der Entwickelung, als Gastrula, auf.

2. Die *Gastraea* selbst ist in ähnlicher Weise aus einer hohlkugelförmigen Protozoenkolonie entstanden, wie bei vielen Tieren in der individuellen Entwickelung die Gastrula aus dem hohlen Haufen von Furchungszellen durch Einstülpung hervorgeht.

Wir haben uns in diesem Kapitel überzeugt, dass man gerade bei den ursprünglichsten, dem Werdeprozesse der Tierwelt am nächsten stehenden Formen keinen einzigen Zug findet, der sich zur Bestätigung obiger Thesen verwerten liesse. Etwas sehr gastraeales wäre zwar der im J. 1895 von Monticelli (2) entdeckte Coelenteratenparasit *Pemmatodiscus socialis*. Doch haben wir bestimmte Gründe, diesen bloss einmal und nur von einem Autor gesehenen Organismus vorläufig ausser Acht zu lassen. Nur so viel sei gesagt, dass die Verhältnisse, unter welchen dieses Tier oder diese Larve lebte, eine gastraeale, d. h. vom Archenteron abhängige Ernährungsweise nicht sehr wahrscheinlich machen; auch die höchstmerkwürdige Art der Vermehrung durch Teilung, wobei die durch das Tier repräsentierte Invaginationsgastrula in der Hälfte und durch das Prostomium in zwei Stücke zerschnürt wird, scheint aus diesem Wesen etwas ganz anderes als eine Archigastraea zu machen.

Allerdings könnte es geschehen, dass auch uns der Vorwurf nicht erspart bleiben würde, wir hätten unseren *Trichoplax* zu früh im Systeme untergebracht; die Sache mit der Sexualfortpflanzung und mit dem paranomalen Larventum sei dennoch nicht endgiltig erledigt. Es seien doch bei höchst organisierten Tieren, z. B. bei Insekten, Fälle bekannt, wo an Stelle von Heterogamie Monogamie eingetreten ist, wie bei der Bombycide *Apterona crenulella**) oder der Phasmide *Bacillus*. Auch sei es nicht ausgeschlossen, dass vor Zeiten Larven irgend welcher Tierform sich verselbständigt haben und einen neuen Formtypus zur Abzweigung brachten, dessen heutige Inkarnationen *Trichoplax* und *Treptoplax* sind. Darauf hätten wir zu entgegnen, erstens, dass es sich uns nicht um Klassifizierung als solche, sondern um taxonomische Analyse und deren Prinzipien handelt, zweitens, dass — so wenig wahrscheinlich diese Vermutungen sind — auch dann die Schlüsse, zu denen uns der Placulaeadenorganismus berechtigt, in extenso aufrecht erhalten blieben, zumal auf dem Boden der Gastraeatheorie, wo jede Larve nach dem biogenetischen Gesetz die Vorgeschichte ihrer selbst rekapituliert. Sollte bei Opalinen eine sexuelle Fortpflanzungsweise vorkommen, die Thatsache an sich würde diese Ciliaten noch nicht zu „Enterocyten" machen — wie wir hier intracellulär in Nahrungsvacuolen verdauende Infusorien nennen wollen. Ebenso wenig wahrscheinlich wäre Darmlosigkeit eine Folge des Gonadenschwundes. Für alle Fälle hat für uns die Darmlosigkeit einer freilebenden Tierform denselben Wert, sollte es sich um ein Entwickelungsstadium oder um ein Reifestadium handeln.

Wir haben aber nicht nur anlässlich der versuchten Eingliederung des *Trichoplax* in das System, sondern auch in Bezug auf *Salinella*, Dicyemiden, Orthonectiden die Erfahrung gemacht, dass uns durch den *Gastraea*-Begriff die schon von Geoffroy de St. Hilaire postulierte Einheitlichkeit des Bauplanes der Tiere keineswegs näher gerückt wird. Man weiss, dass während sich die Klassifikation ihre Begriffe aus der Erfahrung holt, die Abstammungslehre, von Leitideen getragen, über die Erfahrung hinausgehen muss. Aber die Leitidee der letzten Jahrzehnte hat uns bei den denkbar einfachsten klassifikatorischen Problemen in ein unklares Gewimmel von Begriffen gebracht, die entweder einander nicht zugeordnet wurden, oder im logischen Widerstreit mit einander liegen oder zumindest nicht eindeutig sind. Unendliche Mannigfaltigkeit in der Interpretation von Thatsachen beweist das am besten. Wir können an die Richtigkeit der Leitidee nicht glauben, weil uns das erstbeste Beispiel lehrt, dass ihr auf Schritt und Tritt eine nichts weniger als schwächere Erwartung des Gegenteiles gegenübersteht.

---

*) *Psyche helix* der Autoren; auch *Cochlophanes helix*.

Diese Einsicht führt uns einer schwierigen Aufgabe entgegen. Wir sehen uns genötigt, alle die Begriffe, auf die sich jene Leitidee stützt oder die sie gezeitigt hat, analytisch zu behandeln; zumal die Keimblattbegriffe. Die Keimblätter können nur dann als Grundlagen morphogenetischer Homologisierung Verwendung finden, wenn sie wirklich als phylo- und ontogenetische Primärorgane in Metazoenkreisen auftreten. Das aber muss nachgewiesen werden.

— Man will stets in Definitionen einzwängen, starr machen, dasjenige, was seiner Natur nach keiner Bestimmung unterworfen ist fortschreitet, lebt. — Um aus den Unklarheiten herauszukommen, müssen wir die angewandten Begriffe, diese einzigen Hilfsmittel einer vergleichenden Wissenschaft, vor allem auf ihre Einheitlichkeit prüfen.

Manches Interessante ist uns ohnedies schon unterwegs klar geworden.

Drittes Kapitel.

Zur Morphogenie der Metazoen.

VI. Abschnitt.

Untersuchungen über die Gastrulation.

Nach **Haeckel** ist der Organismus der Polycellulaten, sowohl was seine Entstehung (Entwickelung) als seinen Bau anbelangt, auf die Grundform der Gastrula zurückzuführen. Es giebt Autoren, welche die Metazoen direkt als vielzellige Tiere definieren „die auf die Grundform der Gastrula „zurückführbar sind und deren Eier das Stadium der Blastula und Gastrula durchlaufen" (**Hatschek**). Alle embryologischen Entwickelungsprozesse lassen sich durch das in der angeführten Definition unmittelbar enthaltene biogenetische Gesetz begreifen und im Sinne dieses Gesetzes mit einander vergleichen, das heisst, homologisieren. Alle von dem sich abfurchenden Keim zu durchlaufenden Stadien sind Abformungen freilebender Urahnen. Ein klassisch gewordenes Beispiel einer solchen Rekapitulation der Stammesgeschichte durch Ontogenese ist die Entwickelung des *Amphioxus*. Wenn sich die adaequalen Blastomeren des *Amphioxus*keimes zu einer Hohlkugel zusammenfügen, so beweisen sie damit, dass die vielzelligen Vorläufer der Wirbeltiere einst in Form freischwimmender, homoplastischer Hohlkugel gelebt haben. Nun aber fällt uns der Mangel an Geisseln an dieser Blastula auf (Taf. V, Fig. 11) und im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes würden wir folgern, dass jene uralten Blastomeren keine Flagellaten gewesen sind. Da sich aber eine geissellose Blastula nicht recht bewegen konnte, wird hier zu einer weittragenden Hilfsannahme gegriffen, zum Faktor der Cenogenese. Er ist der Widersacher der palingenetischen Überlieferung. Als Thatsache lässt er sich nicht leugnen, er gehört sogar zu den nichts weniger als zahlreichen Wahrheiten in der Biologie. Aber als Hilfsannahme ist er nach unserer Meinung völlig unbrauchbar. Es ist ein zu bequemer Widersacher. Stets ist er zur Hand und kann alles erklären. Können wir in der Ontogenese irgend einer Form weder das Blastulastadium noch eine Gastrula finden, stets ist es das Werk der Cenogenese, dass die Gastrulation entweder „**unmöglich**" gemacht oder „**maskiert**" wurde. Mit Hilfe der Cenogenese lässt sich alles „beweisen". Jedoch gerade ihre Universalität macht diese an sich wahre Erscheinung zu einer begrifflichen Hilfsannahme zur Unterstützung einer wissenschaftlichen Hypothese unbrauchbar. Ihre Allverwendbarkeit als eines Retters in der Not hebt die Haupthypothese selbst auf.

Wie wir sehen, ist schon die Formulierung der Gastraealehre falsch und für die Lehre verhängnisvoll.

Ich glaube, dass sich unter Ideen der nachdarwinschen Schulen, namentlich der neolamarckistischen Richtung ohne Schwierigkeit Begriffe finden liessen, die als Hilfsannahmen für eine Entwickelungshypothese auf morphologischer Grundlage, wie die Gastraealehre eben eine ist, brauchbarer sein würden. Doch wollen wir die Haupthypothese näher ins Auge fassen.

Mit Hilfe des Begriffes der Cenogenie war es dem Theoretiker möglich, ausser dem typischen Invaginationsprozess auch andere, mitunter sehr verschiedene morphogenetische Furchungsarten als Gastrulation zu deuten und den Bedürfnissen seiner Voraussetzung anzubequemen. So ist zu dem Begriffe einer homoplastischen Archigastrula, einer Leptogastrula, der Begriff der Sterrogastrula, Pachygastrula, Discogastrula etc. hinzugekommen. Zu den wenigen Tieren, in deren Embryonalentwickelung die Gastrulaphase in einer durch Cenogenese nicht verfälschten Form einer Archigastrula erhalten bleibt, gehört nach Haeckel *Amphioxus*. Sonst ist sie eine der seltensten Erscheinungen.

Nur die Archigastrula allein gleicht genau der laurentinischen *Gastraea*. Bei drehrundem Bau der zweischichtigen Glocke ist die Vertikalachse die einzige heteropole Achse des Körpers. Das Tier, welches sich aus einer Archigastrula entwickelt, soll protaxon sein; das heisst, seine Längsachse soll mit der Gastrulaachse zusammenfallen, sein Kopfende dem animalen Pole der Gastrula, sein Hinterende dem vegetativen Pole derselben entsprechen. Die Bilateralität tritt als sekundäre Erwerbung erst später auf. Bei Erhaltung des runden Gastrulabaues haben sich radiäre Tiere mit Antimeren entwickelt, deren Urform *Protascus* heisst; Bilaterien stammen von einer bilateral differenzierten gastrulären *Prothelmis*, die wir bereits früher genannt haben, ab. Als Auslösungsfaktor wird eine Änderung in der Lokomotion, der Übergang der freien Schwimmbewegung in eine Kriechbewegung in Anspruch genommen. In der kriechenden *Prothelmis* liegt der Ursprung der Archhelminthen, zu denen nach der neuen Fassung,*) als jüngerer Zweig der Archicoelen, *Trichoplax*-artige Tierformen (*Digastraea*, *Archiplax reptans*) gehören. Desselben Ursprungs sind sämtliche andere Bilaterien, darunter *Amphioxus* als Ausgangsform für Vertebraten. Diese Konjekturen werden in ihren Grundzügen von Lang gebilligt. Er möchte der Gastraealehre allgemeine Anerkennung angedeihen lassen. Andere Zoologen, wie Graff, glauben jedoch, dass diese Lehre in praktischer Durchführung auf bedeutende Schwierigkeiten stossen muss.

Ray Lankester hat fast gleichzeitig mit Haeckel eine phylogenetische Umwandlungstheorie entworfen, die sich sowohl im Thatsächlichen als in wissenschaftlichen Voraussetzungen mit der Haeckelschen beinahe deckt. Deshalb berührt alles, was wir im folgenden gegen die Lehre Haeckels vorbringen werden, auch die Lankestersche Theorie in ihrem ganzen Umfang.

Was die Entwickelung des *Amphioxus* betrifft, war ich genötigt, die frühen Phasen, die hier allein in Betracht kommen, nochmals selbst zu untersuchen, da die meisten derartigen Schilderungen allzu leicht unter dem Einflusse der herrschenden Idee einseitige Interpretationen anstatt des wirklichen Thatsachenbestandes enthalten. Die Untersuchung war nicht zu unterlassen, da die Embryonalentwickelung dieses Tieres nicht nur von Haeckel als der eminenteste Beweis für die Richtigkeit seiner Thesen gepriesen, sondern auch von anderen, wie z. B. von Rabl als ein geradezu palingenetischer Entwickelungsprozess hervorgehoben wird. Zudem ist *Amphioxus* durch mehrere Arbeiten, die in der letzten Zeit erschienen sind, neuerlich zum Mittelpunkt des allgemeinen Interesses geworden.**)

Haeckel hat *Amphioxus* an einer Stelle einen stationär gewordenen Embryo der Wirbeltiere genannt. Seine Gewebe tragen einen permanent epithelialen Charakter. Im speziellen ist bei Haeckel die Beurteilung der Hauptstadien der Entwickelung etwas schwankend. Einmal sagt er, dass hier die

*) Haeckel **15**; den ersten Entwurf der Gastraealehre findet man bereits in Haeckel, **5**.

) Die gewonnenen Resultate habe ich zuerst im Winter 1896/97 in einem Vortrage mitgeteilt (Garbowski, **2). Da ich indessen von Herrn Dr. Sobotta erfahren habe, dass er gerade im Begriffe steht, über dasselbe Thema zu publizieren, habe ich mit einem schriftlichen Bericht bis zum Erscheinen seiner Abhandlung gewartet. Bald darauf, im Frühjahr 1898, habe ich meinen Beitrag der Redaktion des „Anatomischen Anzeigers" übergeben; in der 19. und 20. Nummer des Jahrganges 1898 wurde der Aufsatz veröffentlicht (Garbowski, **3**). Die in demselben Jahre publizierte *Amphioxus*-Arbeit von Samassa (**6**) trägt das Datum d. 1. Februar 1898 auf dem Manuskript und kam im September desselben Jahres zur Versendung. Nachher ist über dasselbe Thema noch eine Abhandlung von T. H. Morgan und Annah Putnam Hazen erschienen (The gastrulation of Amphioxus. In: Journal of Morphology, Bd. XVI, No. III, herausgegeben im August 1900). Trotz dieses späten Datums ist sie im Manuskript vom Bryn Mawr. College, May 29 1898, datiert; sie wurde also gleichzeitig mit Samassas und meiner Publikation ausgeführt. Den Verfassern war damals auch der einschlägige Beitrag von Klaatsch (**1**) noch unbekannt.

„Ontogenie durch Invagination einer Archiblastula zur Bildung einer typischen Archigastrula führt" (**14**, S. 213), worauf dann eine typische Coelomula, Chordula etc. folgt, alles grösstenteils palingenetisch; anderswo sagt er in demselben Werke (**14**, S. 32, 33, 46), die Gastrula des *Amphioxus* sei keine ganz unveränderte *Gastraea* (Archigastrula), sondern eine bilaterale Leptogastrula, indem sie zwei Promesoblasten, spätere Urmesodermzellen enthält, deren Anwesenheit auf bilaterale, dipleurische Grundform des Körpers hinweist. Da es sich indessen herausgestellt hat, dass die Promesoblasten bei *Amphioxus* überhaupt nicht existieren, so entfällt für Haeckel das einzige Hindernis, in dem Lanzettfisch eine architypische *Gastraea* rekapituliert zu finden. Ist er das wirklich?

Im Jahre 1892 hat Lwoff (**1**) eine Aufsehen erregende Mitteilung gemacht, der zufolge bei *Amphioxus* und bei den von ihm abstammenden Vertebraten ein doppelter Invaginationsprozess stattfindet. Zuerst werden die entodermalen Blastomeren eingestülpt, wodurch die mützenförmige Gastrula zu Stande kommt; nachher soll ein Teil der Ektoblastzellen invaginieren und als ein Bestandteil des sogenannten Urdarmes die ektoblastogene, plattenförmige Anlage der Chorda und des parachordal gelegenen Mesoderms liefern. Derselben Ansicht ist auch Fr. Keibel, welcher bei Säugetieren ebenfalls doppelte Gastrulation, eine palingenetische und eine cenogenetische annimmt, so dass das Mesoderm in der betreffenden Entwickelungsphase aus dem Ektoblast seinen Ursprung nimmt. Gegen diese Ansichten Lwoffs und Keibels lässt sich von vornherein, ohne Nachuntersuchung, der rein formale Einwand erheben, dass man dann unmöglich von einer doppelten „Gastrulation" sprechen könnte, weil sich derartige, auf Verschiebungen von Keimblattepithelien beruhende Invaginationsprozesse mit dem gewöhnlichen Gastrulationsbegriffe nicht mehr decken. In dieser Hinsicht bin ich mit der Auffassung Rabls völlig einverstanden.

Um über die Keimblätterbildung bei *Amphioxus* und über die Frage, ob hier eine echte Gastrula vorhanden sei, ins klare zu kommen, muss man — beim Blastulastadium anfangend — die Art der Einstülpung bis zur äussersten Verengerung und Verschiebung des Prostomiums nach hinten Schritt für Schritt verfolgen. Dabei muss man stets die richtige Orientierung des embryonalen Organismus im Auge behalten, wenn möglich, auch nach relativ festen Marken suchen, die uns über die Lagebeziehung der sich herausdifferenzierenden Anlagen zu den Organen des fertigen Tieres Aufschluss geben könnten. Solche Marken für die Invagination hat bekanntermassen Hatschek (**2**) in seinen Polzellen (Protomesoblasten Haeckels) gesehen. In geradezu diametralem Gegensatze zu dieser Auffassung steht die Ansicht Lwoffs (**4**), der in der Oberlippe des Urmundes (Vorderlippe bei vertikaler Einstellung der Hauptachse der bilateral gestalteten Gastrula) ein Punktum fixum erblickt.

Die Beobachtung der entodermalen Urdarmbildung wird schon dadurch erschwert, dass die animalen Mikromeren und die vegetativen Makromeren in der ausgebildeten Blastula ohne schärferen Kontrast ineinander übergehen. Es lässt sich kaum ein schwacher histologischer Unterschied im Körperplasma der ektoblastischen und entoblastischen Zellen wahrnehmen. Am vegetativen Pol selbst sind jedoch die Blastomeren merklich grösser als die der animalen Halbkugel,*) hier und da sind sie auch an der Innenseite stärker vorgewölbt als die Ektoblastzellen. Immerhin würden wir kaum fehl gehen, wenn wir das mützenförmige Stadium der sogenannten Depula mit dem obligaten zweischichtigen Gastrulastadium vergleichen würden. Die Zellen der Übergangszone, also des Urmundrandes, wird man je nach der Lage entweder dem Ektoblast oder dem Archenteron zuzählen, da sie zu jener Zeit ohne Zweifel noch eine sehr grosse prospektive Potenz besitzen und in die definitive Entwickelungsrichtung eben durch die Lage hineingeleitet werden. Ich habe versucht, die Zellen dieses Stadiums nachzuzählen; doch glaube ich nicht, dass ihre Zahl fest normiert sei.

---

*) Vgl. die Darstellung von Mac Bride (**2**).

Vom Depulastadium angefangen, geht die vom Schwunde der primären Leibeshöhle begleitete Vertiefung, beziehungsweise Verlängerung des Archenterons Hand in Hand mit einer sehr auffallenden Verkleinerung des Blastoporus. Dieser Prozess hat, wie gesagt, verschiedene Auslegungen erfahren. Das Eine nur wird ohne Widerspruch zugegeben, dass sich der Blastoporus nicht gleichmässig von allen Seiten — wie das bei einer Archigastrulation zu erwarten wäre — zusammenzieht, so dass seine jeweiligen Umrisse, auf ein und dasselbe Diagramm projiziert, ein System konzentrischer Kreise um die sogenannte dorsoventrale Gastrulaachse herum abgeben würden, sondern der Hauptsache nach von vorn eingeengt wird, während sich die hintere Partie seines Randes kaum an dem Wachstumsprozess beteiligt.

Die Unterschiede in der Auffassung, die sich auf die Art des Wachstums des vorderen Urmundrandes beziehen, erläutert Lwoff mittels zweier Schemata (4, S. 101), in welche die Konturen des sich schliessenden Blastoporus eingetragen wurden. Das Schema mit kreisrunden Umrissen entspricht der Ansicht, dass die Gestalt des Urmundes durch heranwachsende Zellmassen nicht alteriert wird; das andere, welches eine mediane Zuspitzung des aktiven Urmundrandes zeigt, illustriert die Ansicht, dass sich die beiderseitigen Ränder des ursprünglich ungemein weiten Blastoporus vorn aneinander legen und mittels einer Naht, die in der Längsachse des zukünftigen Tieres verwandte Richtung besitzt, zusammenwachsen. Als Hauptvertreter der letzteren Ansicht ist O. Hertwig zu nennen. In seiner Urmundtheorie (1) hat er den Versuch gemacht, der Concrescenzlehre von His eine breitere vergleichende Basis zu geben, und hat in erster Linie den stets den Ausschlag gebenden *Amphioxus* auf diesen Punkt hin geprüft. Aber auch O. Hertwig hat versäumt, die betreffenden embryologischen Stadien durch Autopsie kennen zu lernen, begnügte sich vielmehr mit der Äusserung Hatscheks, „die Verwachsung erfolge in einer Linie, welche den grösseren hinteren Teil der späteren Rückenlinie bilde" (2, S. 31). Daraufhin und unter Herbeiziehung der Angaben Davidoffs (1), der bei *Distaplia* eine dorsal gebildete Raphe beobachten konnte, werden Concrescenzprozesse bei Ascidien, Leptocardiern und Cranioten miteinander homologisiert und die Connascenztheorie ziemlich mühelos zum mindesten auf sämtliche Chordonier ausgedehnt. Allerdings bezieht sich alles das nur auf diejenige Seitenwand des aufrecht gestellten Gastrularkeimes, die durch Connascenz der Blastoporusränder entsteht und später infolgedessen zum Rücken wird, während die hintere, beziehungsweise untere Seite der künftigen *Amphioxus*larve von Anfang an als eine solide, unpaare Anlage anerkannt werden muss. Die namentlich mechanischen Gründe, welche von His zur Begründung der Concrescenzlehre geltend gemacht wurden, haben in der letzten Zeit seitens Kopsch' eine Widerlegung erfahren.

Durch ein sonderbares Zusammentreffen bildete auch der Gegner Lwoffs, Rabl, in dem ausführlichen, neu hinzugeschriebenen Vorworte zu seiner „Mesodermtheorie" (3, S. XVI) die erwähnten Schemata Lwoffs ab, offenbar ohne dessen Moskauer Arbeit, auf die er im Texte allerdings Bezug nimmt, zu kennen. Obgleich sich nun Rabl ebenfalls nur aus der klassischen Publikation Hatscheks über den Gegenstand informieren konnte, kommt er dennoch — im Gegensatze zu O. Hertwig — zu der Überzeugung, dass das Schema mit runden Urmundkonturen der Wirklichkeit entspricht. Da das Verhalten des Blastoporus für die Mesodermbildung von grosser Wichtigkeit ist, so wird der Einsichtige bald erkennen, dass sich beide letztgenannten Forscher bei Fällung ihrer Urteile durch Postulate ihrer vorgefassten Meinungen beeinflussen liessen.

Beobachtet man Gastrulae verschiedenen Alters, die mit dem animalen Pole nach unten liegen und den Blastoporus dem Beschauer zukehren, so wird man sehr bald die Überzeugung gewinnen, dass die Behauptung Rabls die richtige ist: Etwelche winkelige Unregelmässigkeiten des Mundkreises werden einfach durch Quetschungen und Schrumpfungen, besonders wenn die Objekte in Balsam montiert sind, hervorgerufen und kommen an jeder beliebigen Stelle des Umkreises vor.*) Ausserdem ist an der

*) Auch in der oben citierten neuesten *Amphioxus*-Arbeit von Morgan und Hazen werden vorzügliche Zeichnungen dieser Stadien geliefert (l. c. Taf. XXXIV, Fig. 12), die den Urmund vorne zugerundet zeigen.

heranwachsenden Wand des Keimes keine Spur von einer Raphe vorhanden, welche insbesondere angesichts der organogenetischen Bedeutung, die man der Connascenz gerne zuschreiben möchte, zur Ausbildung kommen müsste. Damit stimmen die Resultate der neueren Beobachter, Sobottas und Klaatschs vollkommen überein. Überaus lehrreich ist auch eine Zeichnung von Klaatsch (1, Fig. 6), wo man die Gastrulawände nach stark vorgeschrittener Schliessung des Urmundes ganz naturgetreu wiedergegeben findet. Wir können uns diesen Vorgang wohl am besten an einem Gummibeutel mit runder Öffnung veranschaulichen, sobald wir die Öffnung stark ausdehnen und dann den Stoff sich zu dem früheren Umfange zusammenziehen lassen; was im Leben das aktive Wachstum, bewirkt hier die Elastizität.

Es möge nicht unerwähnt bleiben, dass Klaatsch und Samassa auch an Ascidienlarven keine Naht, die auf einen Connascenzprozess schliessen liesse, wahrgenommen haben.

Nach Feststellung der morphologischen Seite des in Rede stehenden invaginationsartigen Wachstumsvorganges sind wir bei der Frage angelangt, welche physiologischen Ursachen jenem Prozesse zu Grunde liegen und welchen Keimblättern die daran beteiligten Zellen angehören.

Allgemein bekannt ist die Meinung Hatscheks, dass während eines vorübergehenden Stillstandes in der Entwickelung des Zellmateriales die grossen Entoblastzellen durch Absorption des Saftes, welcher die Furchungshöhle erfüllt, aktiv den allmählichen Schwund des Blastocoels bewirken und gleichzeitig aus der konvexen Blastulahemisphäre in den konkaven Urdarm oder Progaster der Depula umgewandelt werden; inzwischen solle sich die grössere exodermale (ektoblastische) Halbkugel passiv verhalten (2, S. 16). In vollkommenem Gegensatze hierzu steht die Ansicht Lwoffs. Erstens hat er einen, wenn auch vorübergehenden Stillstand in der Vermehrung der Zellen niemals beobachten können; zweitens hält er die Exoblastkalotte für das aktive Element, welches ärmer an Dotterkörnchen, daher durchsichtiger ist und durch rasche Vermehrung der Zellen die lebhafte Invagination am Vorderrande bewirkt. Es sprechen dafür einerseits die Gegenwart zahlreicher Mitosen im Ektoblast, anderseits die schon an sich grössere Wahrscheinlichkeit, dass eher kleinere, sich rasch teilende Zellen als die grossen und trägen Urdarmzellen gestaltende Eigenschaften oder Potenzen besitzen. Lwoff hebt auch hervor, es bestehe zwischen den entodermalen, d. i. schon in der Archidepula das Archenteron bildenden Zellen und den Zellen des später heranwachsenden Urdarmteiles ein bedeutender Unterschied in der Grösse: jene seien circa 16 μ hoch, die Höhe dieser betrage aber 24 μ.

Den ersten Punkt Lwoffs anlangend, hält Sobotta die zunehmende Verkleinerung der Entoblastzellen nicht für eine Folge stetiger Zellteilung, sondern erklärt sie durch den Umstand, dass die Zellen im Depulastadium stärker zusammengedrängt und daher auch höher werden. Indem ich bezüglich der Aktivität der Keimblätter bei Entwickelungsvorgängen auf die weiter unten stehenden Ausführungen hinweise, beschränke ich mich hier auf die Bemerkung, dass bei Annahme rein mechanischer Einflüsse der Keimblätter auf die Gestalt des werdenden Organismus der Impuls zur Invagination auf keinen Fall von den schwachen Zellen des Ektoblastes ausgehen kann, weil beim alleinigen Walten mechanischer Faktoren die Vergrösserung des Ektoblastes notwendigerweise zur Einstülpung seiner selbst, nicht aber des relativ starren Entoblastes führen würde. Nichtsdestoweniger kann ich unmöglich behaupten, die vegetative Blastulahälfte werde durch Verbrauch der Blastocoelflüssigkeit hineingedrückt, wie etwa der Gummideckel eines evacuierten Glases. Die Einstülpung wäre übrigens auch dann nicht als aktiv, sondern als passiv zu bezeichnen. Der bedeutende Vorrat an handgreiflichen und begrifflichen Daten, der durch Rouxs Entwickelungsmechanik im Laufe des letzten Decenniums herbeigeschafft wurde, dürfte bereits allgemein die Ansicht gefestigt haben, es handle sich bei gestaltenden ontogenetischen Prozessen um ein, vorläufig für uns noch unendlich kompliziertes Zusammenspiel von Faktoren; es wäre ein verfrühter und auch ganz vergeblicher Versuch, den Einfluss rein mechanischer Momente schon heute genauer bestimmen zu wollen.

Was den zweiten Punkt, die Beschaffenheit und das Verhalten der Zellen betrifft, so habe auch ich regelmässig weit mehr Mitosen im Ektoblast als im Entoblast gefunden. An Schnitten durch Stadien, die zwischen der Depula und Gastrula die Mitte halten, sieht man nicht selten in der Aussenwand drei bis vier Mitosen, während im Urdarme bloss eine einzige oder gar keine zu sehen ist (Taf. V, Fig. 12). Wilson (3) spricht gleichfalls von zahlreicheren Mitosen der Ektoblastzellen; auch die Angaben der meisten anderen Autoren stimmen damit überein. Diesbezüglich muss ich wieder auf einen Umstand aufmerksam machen, der unbeachtet geblieben zu sein scheint. Auch bei ganz gleichmässiger Blastomerenvermehrung — angesichts der geringen spezifischen Differenzierung der Zellen kann man beim Depulastadium wohl noch von Blastomeren sprechen — müssten die Schnitte stets mehr ektodermaler als entodermaler Mitosen aufweisen und zwar aus doppeltem Grunde: wegen der grösseren Gesamtfläche des Ektoderms und wegen der Kleinheit der einzelnen Zellen. Die unmittelbar beobachtbare, rascher wachsende vordere, respektive obere Randpartie des Blastoporus überzeugt uns lediglich von der Thatsache, dass die Prospektivität der Zellen dieses Gebietes von den übrigen Teilen des Ektoblastes merklich abweicht. Will man noch weiter gehen und nach einem annehmbaren Grunde für diese Ungleichmässigkeit suchen, so möge man die — wenn ich so sagen darf — longitudinale Asymmetrie des Keimes, dessen vordere Wand viel kürzer ist als die hintere, beachten. Diese Auslegung ist jedenfalls richtiger und logischer als die Ausdrucksweise Lwoffs, der die Ursache der Asymmetrie der Keimglocke und der Verengung des Urmundes in der rascheren Mikromerenteilung erblicken möchte. Umgekehrt: die Asymmetrie hat zur Folge ein lebhafteres Wachstum.

Wie aus obigem ersichtlich, kann ich der Meinung Sobottas, es existiere am Urmundrande eine scharf bestimmbare Grenze zwischen den Elementen des in Bildung begriffenen Archenterons und der künftigen Aussenwand der Larve, nicht zustimmen. Wenn man eine schärfere Grenze zu sehen glaubt, handelt es sich zweifellos um zufällige Gestaltung der Zellen von lediglich individuellem Werte. Zur Bekräftigung seiner Ansicht hebt Sobotta hervor, dass man Mitosen im ganzen Umkreis des Blastoporus antrifft. Ich habe dem gegenüber — ausser des sehr allmählichen Überganges der Ektomeren in typische, grössere Entomeren — hervorzuheben, dass das Blastocoel, welches im vorgeschrittenen Depulastadium nur noch als ein schmaler Spalt zwischen den zwei Körperwänden erhalten bleibt, nachher in der animalen Gegend zuerst verschwindet und am längsten an der Umbiegungsstelle der Invagination zu sehen ist; hierin sehe ich einen direkten Beweis, dass sich hier wirklich der Prozess einer fortschreitenden Einstülpung der früheren Blastula abspielt; wäre hingegen schon im Blastulastadium eine definitive Sonderung zwischen den zwei künftigen Keimblättern eingetreten, wie es Hatschek anzunehmen geneigt war, dann würde die Furchungshöhle wohl zunächst auf dem bereits in der Beschaffenheit der Zellen vorgebildeten Trennungsrand der beiden Keimblätter, wo sie, von einander abgegliedert, in zwei entgegengesetzten Richtungen weiter zu wachsen haben, verschwinden und unter dem Animalpole so lange bestehen bleiben, bis die Kuppe des Archenterons die Wölbung der Körperglocke erreicht haben wird. Bei andauernder Einstülpung ist es hingegen geradezu nötig, dass die Urmundränder stärker zugerundet und dicker bleiben, mit anderen Worten, dass sie ein ringförmiges Lumen enthalten, da sich die Zellen bei zu rapider Einknickung der Darmwand schwerlich nach innen zu verschieben könnten. Samassa ist auf Grund seiner zu gleicher Zeit mit den meinigen ausgeführten Untersuchungen zu ganz ähnlichem Ergebnisse gekommen; nur in späteren Stadien hält er ein Persistieren des Blastocoels für ein Artefakt. Dass ich diese Verhältnisse richtig aufgefasst habe, davon zeugen auch grössere, stärker vorgewölbte Zellen, welche hier und da an den Umschlagsrändern des Blastoporus auftreten und wieder verschwinden; es sind das zufällige Unregelmässigkeiten in dem geordneten Wachstum der Zellen, die bereits mehrfach zu irrtümlichen Interpretationen Anlass gegeben. Hatschek hat sie am hinteren Mundende gesehen und für ständige, paarige Urmesodermanlagen gehalten, wodurch sich Haeckel genötigt sah, den angeblich rein palingenetischen Furchungs-

stadien des ***Amphioxus*** Bilateralität zuzuschreiben. Thatsächlich besteht jedoch die Bilateralität nur darin, dass der vordere Teil der Einstülpung von vornherein eine viel kürzere und steilere Wand besitzt als der lange und schwach gewölbte hintere. Diese Polzellen bilden bei Hatschek eine unverschiebbare Marke, welche die Grenze zwischen dem Ekto- und Entoblast von Anfang an bezeichnet. Klaatsch hat sich nachher überzeugt, dass diesen Zellen, soweit sie überhaupt vorhanden sind — er selbst hat sie nur am hinteren Urmundrande beobachtet — keine bilateral-symmetrische Anordnung zukommt.

Vergleicht man die eingestülpten und die aussen gelegenen Zellen der wachsenden Wand mit einander, so wird man zu der Vermutung gedrängt, dass die bereits oben erwähnte indifferente Zone zwischen Ektomeren und Entomeren der Blastula in der vorderen Partie des Urmundrandes bedeutend breiter sein muss als hinten. In histologischer Hinsicht sind bemerkenswerte Unterschiede nicht zu konstatieren. Dies war schon aus den Figuren Hatscheks zu ersehen. Abbildungen fortschreitender Stadien (Taf. V, Fig. 11—13) lassen eine Aufhellung des gesamten Zellinhaltes erkennen; diese Aufhellung betrifft indessen beide Schichten im gleichen Masse. In späteren Stadien, bei vorgeschrittener Verengung des Blastoporus, wann der Keim bereits mit Wimpern bekleidet ist, konnte ich im Urdarme, und zwar in allen Zellen der inneren Schichte, eine zweifellos durch Verdauung bewirkte Vermehrung der feinen Körnchen, die jetzt eine sehr verschiedene Grösse besitzen, wahrnehmen. Bezüglich des Höhenunterschiedes zwischen oberen und unteren Urdarmzellen, habe ich mich sehr bald überzeugt, dass die oberen durchaus nicht immer niedriger sind, als das untere „echte" Entodermepithel; manches Mal können sie sogar beträchtlichere Höhe erreichen.

Soviel liess sich an dem mir zu Gebote stehenden Materiale nachweisen. Es wird hoffentlich genügen, um die tektonische, auch organogenetische Beschaffenheit des *Amphioxus*keimes richtig zu beurteilen. Und dies war uns nicht so sehr wegen der Leptocardier selbst, als aus allgemein morphogenetischen Rücksichten dringend erwünscht.

Der Gastraeatheorie gemäss wird für die ursprünglichste Ontogenie derjenige Fall gehalten, wo entweder der vegetative oder der animale Pol der Gastrula in den definitiven Mund des Tieres übergeht, wobei die dorsoventrale Achse der Gastrulaglocke nur insofern von der Hauptachse der betreffenden Form abweicht, als der Darmkanal im Laufe der Entwickelung verlagert wird. Die dorsoventrale Achse der Gastrula soll also mit der longitudinalen oder dorsoventralen Achse des künftigen Tieres je nach dem Bautypus zusammenfallen. Ist an Stelle dieses primitiven Verhaltens Heteraxonie der definitiven Körperlage eingetreten, dann kann man füglich von einer Archiblastula, Archidepula, Archigastrula, Archichordula etc. — die Reihe ist lang nicht mehr reden, indem es sich zeigt, dass die einzelnen Epithelteile eine ganz verschiedene Prospektivität erlangt haben, als bei dem Urtypus der Entwickelung und dass sie einen durchaus heteraxonen Körperbau bedingen. Würde z. B. das Depulastadium beim ***Amphioxus*** wirklich die einstige *Depaea* palingenetisch wiedergeben, dann müsste vor allem ihre Hauptachse mit der Achse der *Depaea* identisch sein. Die Sache müsste also so liegen, dass der animale Pol der Depula genau dem Vorderende der Chorda und die Mitte der Prostomialöffnung genau dem Hinterende des fertigen *Amphioxus* entsprechen würde.*) Jedoch, um den wirklichen Verhältnissen Rechnung zu tragen, müssen wir die gegenseitige Orientierung in ganz anderer Weise vornehmen. Fast drei Viertel der Depulaglocke kommen auf die künftige Bauchseite des Fisches zu liegen; für die entgegengesetzte Rückenseite kommt nur ein einziges Viertel, die abschüssige Wand der Depulaglocke in Betracht. Wenn wir der Längsachse des Fisches horizontale Lage geben und mit der Depula vergleichen wollen.

---

*) Dass die Bilateralsymmetrie im Körperbau das monaxone Verhältnis zwischen dem Keime und der Imago nicht aufzuheben braucht, versteht sich von selbst. Nur mussen wir auch auf gleichsinnige Orientierung der Querachse der Leptogastrula mit der Querachse des fertig gewordenen Organismus Bedacht nehmen.

so müssen wir den animalen Pol tief nach unten verschieben und zwar so weit, bis der hintere (resp. untere) Blastoporusrand fast die Längsachse erreicht haben wird. Über die Horizontallinie ragt nur vorn der kurze steile Teil des Keimes empor. Sonst ist die Rückenhälfte noch gar nicht vorhanden. Die Depula liegt einfach umgekehrt und ihr gewaltiges Prostomium klafft nach oben, ein Verhalten, welches vom rein morphologischen Standpunkte als höchst merkwürdig bezeichnet werden muss und auf die entwickelungsgeschichtliche Gleichheit ähnlich gestalteter Stadien bei verschiedenen Tierformen ein sonderbares Licht wirft. Durch die decentrierte Zusammenziehung und Verwachsung des Urmundes wird erst die Rückenwand hergestellt und wird erst dann vollständig, wenn der früher nach oben sehende, vordere Teil des Urmundrandes so nahe an die Horizontallinie zu liegen kommt wie der viel früher fixierte hintere Teil.

Wir sehen, dass die Achsen des Keimes und des fertigen *Amphioxus* nicht zusammenfallen. Der Winkel zwischen der Dorsoventralachse des Glockenkeimes und der Längsachse des *Amphioxus* beträgt circa 70°*). Dieser Umstand wurde bis jetzt weder klar genug hervorgehoben, noch auf seine allgemeinen Konsequenzen geprüft, obschon das discordante Achsenverhältnis bekannt war (Hatschek, Klaatsch). Es leuchtet doch ein, dass der Entwickelungsprozess beim *Amphioxus* nicht palingenetisch im Sinne der Haeckelschen Phylogenie verläuft. Das mützenförmig eingestülpte Stadium des Keimes ähnelt nur äusserlich, gewissermassen zufällig, vielen anderen zweischichtigen Entwicklungsstadien der Wirbellosen, ist aber, wie wir gesehen haben, morphogenetisch oder prospektiv etwas ganz anderes; wie es überhaupt in der Reihe der Metazoenkreise kaum Formen giebt, auf die sich die Schablone der ursprünglichen Invaginationsgastrulation anwenden liesse. Es handelt sich in der Wirklichkeit um recht verschiedene Dinge, deren habituelle Ähnlichkeit lediglich einer übrigens schwer verständlichen Faltung des flächenhaft vergrösserten Furchungsmateriales ihre Entstehung verdankt. Archigastrulae besitzen gleichwertige Ektoblastzellen und gleichwertige Entoblastzellen; diese beiden Schichten wären daher bei wirklich palingenetischen Ontogenien einander homolog. Hier sind sie es nicht. Beim Heranziehen des *Amphioxus* als Beweis und Beispiel biogenetischer Rekapitulation der Phylogenese macht sich Haeckel arge Schematisierungen zu schulden. Es genügt, auf die Abbildung der *Amphioxus*gastrula in Haeckel **11** (1889) Taf. II, Fig. B 4 einen Blick zu werfen, um sich von der Richtigkeit dieses Vorwurfes zu überzeugen. Sie nimmt sich dort genau wie der Urkelch eines *Olynthus* aus. Ebendaselbst (S. 493) sagt Haeckel „dieser Jugendzustand, die Gastrula, sei bis jetzt in sehr verschiedener Weise aufgefasst gewesen und in den divergenten Stämmen des Tierreiches als eine gänzlich verschiedene Keimform angesehen worden". Wir wissen nunmehr, aus welchen Gründen dies geschehen. Zur besseren Veranschaulichung des hier gegen die Generalisierungen und Schematisierungen Haeckels Vorgebrachten, möchte ich noch hinzufügen, dass ein echter Gastralkeim, mag er eine Archigastrula oder eine bilaterale Leptogastrula sein, den künftigen Organismus *in effigie* in dessen allen Teilen, wie ein Glassturz zudeckt und aus sich herausformt; der Einstülpungskeim des *Amphioxus* ist aber eine Art Untertasse, auf der sich der werdende Organismus aufzubauen hat.

Es bleibt überhaupt fraglich, ob man angesichts dieser Sachlage die Körpergegenden der umgestürzten Depula und Gastrula richtig bezeichnet. Hier geschieht etwas ganz anderes als in jenen Fällen, wo die Prospektivität der beiden heterogenen Pole des Darmkeimes vertauscht wird, so dass aus dem Urmunde einmal der definitive Mund, ein anderes Mal die Afteröffnung wird. Im Sinne des von Haeckel angenommenen Umwandlungsprozesses müsste ja der *Amphioxus*keim im Laufe der Phylogenie einfach umkippen; daraus folgt aber, dass der obere Teil des Urmundrandes, der die Rückenseite des künftigen Lanzettfisches einnimmt und bildet, mit dem hinteren Blastoporusrande

*) Vgl. Mac Bride, **2**. Seine Auffassung ist nicht richtig.

einer aufrecht gestellten Gastrula identisch sein muss. Was ist aber die Folge? Die namentlich von Rabl postulierten Urmesodermzellen, welche den *Amphioxus* und mit ihm alle Wirbeltiere mit Mollusken und anderen Evertebraten, wie ein einheitliches Band, verbinden sollten, wurden von Phylogenetikern bei *Amphioxus* nicht etwa dort, wo sie bei Evertebraten als Polzellen auftreten, sondern in der entgegengesetzten, vorderen Region des Keimes gesucht und, was am merkwürdigsten ist — auch gefunden.

Ehe wir diesen Gegenstand verlassen, möchte ich noch mit wenigen Worten korrespondierende Stadien bei Ascidien besprechen, die man seit jeher mit der Entwickelungsgeschichte der Leptocardier in Zusammenhang bringt. Es lässt sich eine gewisse Übereinstimmung in der Topik des Furchungsmateriales in diesen beiden Gruppen nicht leugnen. Man braucht aber keiner weitwendigen Beweisführung, um in dieser Übereinstimmung eine lediglich habituelle Convergenz der Entwickelung zu erkennen. Es ist bekannt, was für weittragende Schlussfolgerungen und Hypothesen gemacht wurden, als sich Ähnlichkeiten in der Entstehung des Primitivstreifes an dotterreichen Eiern der Vertebraten herausgestellt haben; alle stützten sich auf den gleichartigen Vorgang der Urmundverschliessung und alle liefen auf Concrescenz hinaus. Gerade nun in diesem für die Vergleichung gastraler Keime wichtigsten Punkte verhalten sich die Ascidien ganz anders wie *Amphioxus*. Orientiert man ein junges, mit weitem Prostomum versehenes Stadium von *Clavellina* mit dem Keime des *Amphioxus* und zwar so, dass der Vorderrand des Blastoporus und die Stelle des künftigen Neuroporus etc. der einen den betreffenden Partien des anderen in der Lage wirklich entsprechen, dann überzeugt man sich von zwei prinzipiellen Gegensätzen. Erstens deutet die nach hinten zugespitzte Kontur des verwachsenden Blastoporus auf eine Art von Concrescenz, während dieser Prozess bei *Amphioxus* ohne Raphenbildung und ohne Connascenz von Mundrändern vor sich geht. Zweitens erfolgt hier die Connascenz von hinten, da der spitze Winkel der Urmundränder dem hinteren Pol des Keimes zugekehrt ist. Drittens erfährt das Centrum des Urmundes keine Verschiebung nach hinten, wie sie beim Heranwachsen der Rückenwand bei *Amphioxus* eintreten muss; die Mundränder ziehen sich mehr konzentrisch zusammen. Daraus ergiebt sich ein verschiedenes Verhältnis der Organe zu ihren Anlagen. Eigentliche Ähnlichkeit besteht nur im Überwachsen der Neuralanlage durch den hinteren Rand des Blastoporus. Dies genügt indessen nicht, um mit Kupffer (**1**, S. 159) „den Anschluss der Vertebraten an die einfachen Ascidien für dargethan gelten" zu lassen.*) Die Anlage des Nervensystems und des subneuralen Axialstranges (Taf. VI, Fig. **24**) ist zwar in ersten Stadien analog, wie verschieden auch ihre späteren Schicksale sein mögen, jedoch die Gesamtanlage des embryonalen Körpers ist sowohl in Bezug auf das Zellmaterial als auf die Entstehung und Qualität des Gastrocoels etc. durchaus heterogen.

Wichtiger wären Vergleiche zwischen der Ontogenie der Leptocardier und der Entwickelung des Wirbeltierkeimes. Ohne auf die mutmasslichen verwandtschaftlichen Beziehungen der Acranier zu Cranioten an dieser Stelle näher einzugehen, wollen wir uns auf die Bemerkung beschränken, dass hier engere oder entferntere Beziehungen unzweifelhaft bestehen, dass sich aber bei keinem Wirbeltier irgend ein entwickelungsgeschichtliches Merkmal findet, welches den Acraniern und den Cranioten gemeinsam wäre. Die Embryologie der letzteren gehört zu den am meisten umstrittenen Problemen der vergleichenden Forschung. Auch hier hat beinahe jeder Autor auf Grund der von ihm untersuchten Gruppen eigene Ansichten und Einzelhypothesen entwickelt. Dass wir in der thatsächlichen Kenntnis morphogenetischer Vorgänge bei Wirbeltieren so weit zurück sind, hat zum grössten Teile die Gastraealehre verschuldet. Anstatt die an sich sehr verwickelten Prozesse der Epithelienbildung möglichst genau und vielseitig zu verfolgen, handelt es sich fast bei sämtlichen Autoren nur darum, die Entwickelung auf das Schema

*) Vergl. auch Taf. VIII, Fig. 7—10 u. ff. in Kupffer Arbeit. Das Furchungsmaterial der *Ascidia canina* ist mit dem Keime des *Amphioxus* keineswegs vergleichbar.

der embolischen Gastrulation und die Epithelschichten auf die Keimblätter des *Amphioxus* zurückzuführen, als ob das Problem wirklich in den betreffenden Beweisen oder Gegenbeweisen bestände und als ob nach Entscheidung dieser Detailfragen das Problem selbst mit gelöst werden würde. In dem endlosen Streit um die Bedeutung des Dotters bei Amnioten und Anamniern wird nicht die Rolle des Dotters und sein physiologisch-morphologischer Anteil an der Ontogenese, sondern lediglich sein Einfluss auf das formale Moment der Gastrulation diskutiert. Die Urteile sind einander oft diametral entgegengesetzt.

Wir würden zu sehr in Einzelheiten geraten, wollten wir hier diesen Gegenstand wenigstens in den Hauptpunkten entwickeln. Es muss bei dem blossen Hinweise auf das bestehende Chaos sein Bewenden haben. Nach Rabl z. B. haben die Monorrhinen (*Petromyzon*) und Ganoiden eine Amphigastrula cyclostoma, die mit viel Dotter ausgestatteten Selachier und Teleostier eine eurystome Discogastrula. Nach Lwoff entstehen bei Neunaugen und Fischen die Keimblätter durch Umwachsung; das Entoderm wird auf dem Dotter durch partielle Delamination gebildet. Nach Samassa giebt es bei Selachiern und Teleostiern gar keine Gastrulation. Bei dotterarmen Amphibieneiern geht nach Rabl die Gastrulation in gewohnter Weise vor sich. Ich selbst würde die Urdarmbildung beim Frosch mit der Gastrulation der Acranier vergleichen, insofern hier die breiten „Umschlagsränder", richtiger gesagt, die Übergangszone des äusseren Epithels in das hypoblastische Dottergewebe, durch ein intensives Wachstum des oberen Ektodermrandes nach unten eingeengt wird, bis vom ursprünglichen „Blastoporus" nichts mehr übrig bleibt, als der Ruskonische After. Hier spricht man von einer Gastrula stenostoma; der ganze Vorgang ist in seinem inneren Geschehen natürlich etwas ganz anderes als die Schliessung des Urmundes bei *Amphioxus* und die Ähnlichkeit bleibt auch hier auf Äusserlichkeiten beschränkt. Nach Roux handelt es sich beim Frosch um typische Epibolie. Robinson und Assheton haben in interessanter Weise alle Widersprüche und Gegensätze in der Gastrulation und Bildung der Keimblätter bei Amphibien zusammengestellt (1) und haben zutreffenderweise hervorgehoben, dass die Keimblätter des Frosches am Schluss der Furchung erst teilweise als „Keimblätter" differenziert sind; so bestehe z. B. der Boden des Blastocoels aus indifferenten Blastomeren, der Urdarm aber wird nach Robinson (1) nicht durch Invagination gebildet, sondern gewinnt sein Lumen durch allmähliches Auseinanderweichen der Dotterzellen. Nach Brauer (4) sind die Eier von Coecilien scheinbar meroblastisch, sie teilen sich aber inaequal in der bei allen Amphibien üblichen Weise und doch resultiert aus der Furchung ein Komplex von Keimblättern, die sich mit der Gastrula eines *Amphioxus* nicht im entferntesten vergleichen lässt. Beim Frosch und beim Axolotl werden wieder die ersten Entwickelungsvorgänge von Kopsch (2) als embolische Gastrulation aufgefasst; während Samassa (2) den Anuren — ebenso wie den Selachiern und Teleostiern — Gastrulationscharaktere abspricht, wobei er diesen Umstand durch cenogenetische Unterdrückung primärer Verhältnisse erklärt. Auch bei Sauropsiden hat man die Keimblätterbildung in verschiedenster Weise gedeutet. Während z. B. nach O. Hertwig bei allen Amnioten das Prostomum bis an die Zwischenhirnregion heranreicht, lässt sich diese Auffassung auf Reptilien gar nicht anwenden und wir selbst können hinzufügen, dass der Schwanz der Reptilien nach der Urmundtheorie Hertwigs aus zusammengewachsenen Rändern des Gastrulamundes hervorgehen müsste, was wenig wahrscheinlich klingt. Nach Mitrophanoff (1) bildet sich bei Reptilien zuerst eine Ektodermverdickung, worauf typische Gastrulation folgen soll; auch bei Vögeln (und Monotremen) hätten wir den Fall einer Discogastrula stenostoma vor uns. Besonders grosse Schwierigkeiten bereitet die „Gastrulation" der Säugetiere. Es wird niemand in Abrede stellen wollen, dass es zwischen den Monotremen mit einer Discogastrula einerseits und den Marsupialiern und Placentaliern mit einer Epigastrula nahe phyletische Beziehungen giebt und dass die Säuger monophyletischen Ursprung haben. Es gelingt nur nicht, die Furchung der Säugetiereier in ein willkürlich konstruiertes Schema hineinzuzwängen. Van Beneden hat die jüngsten Furchungsstadien zuerst verfolgt und gefunden, dass ein massives, zu einer Morula geballtes Zellmaterial von einer anderen, einschichtigen Zellsorte umwachsen wird (Taf. VI,

Fig. 31, 32). Er hat diesen Vorgang „Pseudogastrulation" genannt, und zwar in Berücksichtigung der späteren, die Bildung des eigentlichen Darmes betreffenden Vorgänge. Auf dem Boden der Gastraeatheorie stehend, könnten wir jedoch dieses Stadium nicht anders als typische epibolische Gastrulation auffassen. Dasselbe thun wir ja in so vielen anderen Fällen! Nach der Darstellung Benedens schliesst sich jedoch der vermeintliche Blastoporus sehr bald, im Inneren entsteht ein immer grösserer Spalt zwischen den zusammenschrumpfenden dunkelkörnigen Zellen und dem eine regelrechte Blastula bildenden Ektoblast, und der Gastrulationsprozess muss aufs neue und in anderer Weise vor sich gehen. Es soll nämlich jetzt eine regelrechte Invagination stattfinden, und zwar vom Blastoderm aus in das zusammengeballte Entoderm der epibolischen Gastrula (Taf. VI, Fig. 33, 34, in Anlehnung an Keibel und O. Hertwig, etwas modifiziert); danach würde die Ontogenie der Säuger merkwürdigerweise deren gastraeale Vorgeschichte zweimal rekapitulieren, zumal es nicht annehmbar erscheint, diese Tiergruppe habe ihren Ursprung thatsächlich zweimal von der *Gastraea* ab versucht. Nicht minder widersinnig wäre es, die neueren Ergebnisse Robinsons (1) mit dem Schema der Gastrulation in Einklang zu bringen. Nach seinen Beobachtungen tritt auch bei der von ihm untersuchten Maus ein Stadium auf, das sich mit meinem nach v. Beneden skizzierten Diagramme Fig. 32 ohne Schwierigkeit vergleichen lässt.*) Ein Unterschied — allerdings ein theoretisch bedeutender — besteht nur darin, dass die Entoblastgruppe von den Zellen des Ektoblastes gar nicht überdeckt wird; im Umkreise derjenigen Partie, wo das Entoderm an die Oberfläche des Keimes zu liegen kommt, hätten wir (es ist natürlich nicht die Ansicht des citierten Autors) die Ränder des Urmundes vor uns. Sodann soll an dem gegenüberstehenden Pole eine typische Invagination des Ektoblastes eintreten. Das Säckchen des eingestülpten Epithels vergrössert sich immer mehr und mehr und das allgemeine Bild des Keimes zu jener Zeit ist — nach den Figuren Robinsons zu urteilen — das einer typischen embolischen Gastrula, die durch zellige Verdickung ihres animalen Poles charakterisiert wäre. In der That, dieser nach der einleitenden epibolischen Gastrulation beginnende Einstülpungsvorgang wäre mit mindestens eben solchem Rechte als zweite Gastrulation zu bezeichnen wie die in den Skizzen Fig. 33 u. 34 dargestellte Darmbildung. Es zeigt sich uns hier die unumschränkte Willkürlichkeit in der Deutung morphogenetischer Prozesse seitens der Anhänger der Gastraealehre in grellem Lichte, besonders wenn wir uns an das Beispiel der Insekten erinnern, wo eine mesodermal-ektodermale Vertiefung, die zu der Bildung des Darmes in gar keiner Beziehung steht und sowohl morphologisch als physiologisch und organogenetisch eine ausschliessliche Eigentümlichkeit der Insektenembryologie ist, von bedeutendsten Forschern noch immer als embolische Gastrulation interpretiert und geschildert wird. Die zweite, von Robinson beschriebene embolische Gastrula hat nun aber auch bei den Säugern mit der Gastrulation, d. i. mit der Darmbildung nichts zu thun. Bald verliert sich der gastrale Charakter der Einstülpung, das invaginierte Zellmaterial trennt sich vollständig vom Exoblast und kommt mit dem Endoblast der ersten Gastrula in Berührung. Inzwischen ist in diesem Endoblast eine flache Spalte entstanden, es bilden sich infolgedessen zwei Schichten, aus denen das Archenteron als Darm mit Dottersäckchen gebildet wird. Das abgetrennte Zellhäufchen aus der zweiten Gastrulation liefert aber das definitive Ektoderm; das Mesoderm ist gemischten Ursprungs. Das primäre Ektoderm würde somit die Bedeutung eines Trophoblastes haben; es nimmt an der Bildung des Embryos keinen Anteil, sondern liefert provisorische Organe, wie z. B. die Placenta. Wenn auch der genannte Autor trotz alledem diese Ontogenie mit der Entwickelung in den übrigen Klassen der Wirbeltiere vergleicht und zu der Einsicht gelangt, dass der Darm überall auf dieselbe Weise, namentlich durch Schizocoelie seinen Anfang nimmt, so können wir nach Erwägung der unzähligen Verschiedenheiten, welche in den einzelnen Klassen bestehen, diese Meinung nicht teilen und in der Entwickelung eines *Amphioxus* und des dotterarmen

*) Bloss die Entstehung der Entoblastgruppe wird wesentlich anders beschrieben.

Säugereies keine Kongruenz erblicken. Wie wenig konsequent bei Anwendung des Gastrulationsbegriffes vorgegangen wird, das ergiebt sich aus der Thatsache, dass man nichts sinnwidriges darin sieht, einen doppelten Gastrulationsprozess anzunehmen. So versuchte z. B. Keibel darzuthun, dass der Säugerkeim zweimal gastruliert: zum ersten Mal bei der Bildung des entodermalen Darmes, ein anderes Mal bei der Bildung des Mesoderms und der Rückensaite. Lwoff spricht ebenfalls von einer doppelten Gastrulation bei den Wirbeltieren. Auf doppelte gastraeale Invagination läuft auch die Deutung Duvals (1) hinaus, der vor einigen Jahren die Eifurchung der Fledermäuse studiert hat. Auch er hat eine epibolische Gastrula mit nachfolgender Blastocoelbildung (Fig. 32) gesehen und bestätigt in den Hauptpunkten die Mitteilungen van Benedens, glaubt jedoch die Mundöffnung auf der dem Entoblasthaufen entgegengesetzten Seite des Blastoderms gesehen zu haben. Wir kümmern uns vorläufig nicht weiter darum, ob die von Duval gefundene Öffnung ein natürliches Merkmal ist oder künstlich bei der Präparation erzeugt wurde. Es interessiert uns vorläufig nur die Thatsache, dass hervorragende Forscher keinen Anstand nehmen, die Einzelbegriffe der Gastrulation in so mannigfaltiger Weise anzuwenden, dass dabei der formale Wert des Begriffes verloren geht. Es zeigt sich, dass zum Wesen des Urmundbegriffes gar nicht ein Zusammenhang zwischen den beiden primären Keimblättern gehört, mit anderen Worten, dass der Urmund nicht den Eingang in das wenn auch mitunter lumenlose Archenteron bedeutet, sondern mit einer einfachen Öffnung im einschichtigen Epithel bereits gegeben ist.*) Infolge dieser Interpretation werden auch die weiteren Entwickelungsstadien anders dargestellt. Positiv wichtig ist die Angabe Duvals, dass durch die erste Furchung das Ei in zwei ungleiche Blastomeren zerlegt wird: die Mikromere liefert das Ektoblast, die Macromere das Entoblast. Andere Autoren sprechen hingegen von annähernd gleicher Grösse erster Blastomeren und behaupten, es liesse sich bei der Bildung der Morula keine Regelmässigkeit, insbesondere keine Scheidung der Keimblätter erkennen (R. Assheton). Noch anders beschreibt die Furchung bei Säugetieren Weysse (1), der die Embryologie des Schweines untersucht hat. Auf dem Ektoblast, der den Entoblast von allen Seiten epithelial umschliesst, bildet sich eine Keimscheibe, an deren Rändern, mit Ausnahme des Vorderrandes, Zellwucherungen stattfinden und zur Entstehung mehrerer Deckschichten führen, die sich mit der Keimscheibe verbinden und nur vorn eine Öffnung freilassen. Der Vorgang wird mit dem Überwachsen der Medullarplatte durch das Ektodermepithel bei *Amphioxus* und die vordere Öffnung mit dem Neuroporus homologisiert. Wie wir sehen, führt die Idee gastraealer Homologie dazu, dass jeder Beobachter etwas anderes vor sich zu haben glaubt. Bezüglich der Säugetiere hat Rabl den Eindruck, dass es in dieser Gruppe keine Gastrulastadien giebt, und Lwoff ist zu der Überzeugung gekommen, dass der Darm bei den Vertebraten überhaupt niemals durch Invagination gebildet wird. Trotz der scheinbaren Selbstständigkeit seiner Ansichten steht aber Lwoff dennoch auf dem Boden der Gastraealehre und seine Gedanken bewegen sich stets in Geleisen dieser Theorie, so wenig ihm selbst das bewusst sein sollte. Von ihrem Banne emanzipiert, würden wir bei einem dotterarmen Keim des Säugers und dem Keim des *Amphioxus*, in genügender Würdigung der total verschiedenen Umstände, unter denen die Entwickelung stattfindet und der ungeheuren Verschiedenheit ihrer phyletischen Vergangenheit nicht nach Übereinklängen in der Form, sondern nach Ähnlichkeiten im Verlaufe der Entwickelungsprozesse an sich suchen. So lange man verschiedenartige Sachen, wie hier das gestaltliche Moment der Entwickelungsstadien mittels eines einheitlichen Nenners und unter einem willkürlichen Kollektivbegriff begreifen will, so lange wird man zu keinem Resultate gelangen. Gebrüder Sarasins (1) waren vielleicht die einzigen, die den Schwerpunkt der Vergleichung auf physiologisches Gebiet zu verschieben versuchten. Sie finden, dass die beiden primären Keimblätter des Gastrulastadiums die Bedeutung einer, sagen wir aktiven, bildenden Schicht und einer passiven, nährenden Schicht vom Anfang an besitzen. Am ur-

*) „Loch bleibt Loch in der ganzen Welt" — hat einmal der tiefsinnige Kleinenberg gesagt.

sprünglichsten wären folglich Keime, deren Inneres vom Dotter erfüllt (wie es bei dotterreichen Eiern der Fall ist) und die Oberfläche von Blastoderm gebildet wird. Somit wären die Dotterelemente der Wirbeltiere mit Nährmaterial verschiedener Wirbellosen zu vergleichen. Weniger zutreffend sind die diesen Gewebsschichten beigelegten Bezeichnungen, Archoblast für den lecithinführenden Entoblast anderer Autoren und Caenoblast für das äussere Blastoderm. Die Verhältnisse am Säugetierkeime wären als sekundär durch Resorption von Lecithin entstanden zu denken. Doch sind diese Gedanken abseits liegen geblieben.

Wenn es nicht gelingt, die Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere mit Hilfe der Gastraealehre eindeutig zu verstehen, wird man erwarten, dass diese Hypothese bei Behandlung ursprünglicher Ontogenien von Wirbellosen, wie Poriferen, Coelenteraten und dgl. bessere Dienste zu leisten vermag; dass wenigstens bei phyletisch ältesten Tierkreisen sich das Urstadium einer Morula, Archiblastula, Archigastrula erhalten hat. Wir wissen bereits, dass die sehr primitiven Dicyemiden und Orthonectiden keine embolische Gastrulation erfahren, und dass die Begriffe, mit welchen die Lehre Haeckels operiert, in die einfachen Vorgänge der Blastomerenvermehrung bei diesen Organismen ganz willkürlich hineingetragen werden. Man macht jedoch bezüglich dieser Gruppen ihre parasitische Lebensweise für cenogenetische Fälschungen der Phylogenese verantwortlich. Wenden wir uns deshalb zu den nicht minder primitiven Spongien, einer Gruppe, wo trotz der grössten Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Körperform und der Skelettteile der Grundtypus als Beleg für ihren monophyletischen Ursprung stets mühelos zu erkennen ist. Das populärste Beispiel bietet die Entwickelungsgeschichte der *Sycandra* und der Asconen, an denen Haeckel die Grundlagen seiner Gastraealehre mit Vorliebe demonstriert.

Wie uns bei einem Blick auf die Fig. 2 (Taf. VI) erinnerlich wird, wird in der Entwickelung der *Sycandra*, eines der einfachst gebauten Schwämme, das für die Richtigkeit der Hypothese eigentlich entscheidende Stadium der Archiblastula nicht mehr durchlaufen. Anstatt einer solchen haben wir eine sehr differenzierte Amphiblastula vor uns, wo sich zwei verschiedene Zellsorten, zwei im wirklichen Sinne des Wortes präformierte Keimblätter, mit aller wünschenswerten Klarheit von einander abheben. Diese Scheidung der Blastomeren in zwei Gewebsanlagen tritt in der Ontogenese so früh auf, dass man vorher von einem Archiblastulastadium nicht reden kann. Allerdings ist *Sycon* nicht die ursprünglichste Spongienform. Das Prinzip des reinen Gastralsäckchens wird nur von den Asconen verkörpert. Nun finden wir bei *Ascetta* thatsächlich das gesuchte Urstadium, eine Archiblastula aus gleichgebauten zylindrischen Geisselzellen zusammengesetzt. Damit ist aber auch die Übereinstimmung zu Ende. Anstatt der Invagination beginnt sehr früh ein multipolares Einwandern von Zellen aus dem Blastoderm in das Innere der Blastosphaera, — also eher ein Beleg für die Phagocytellalehre Mečnikoffs. Die eingewanderten Zellen differenzieren sich bald in mehrfacher Weise in amöboide, skeletogene Zellen und dgl. Nun aber kommt auch die Phagocytellalehre zu Schanden. Kaum hat sich die freischwimmende Larve festgesetzt und das Stadium einer typischen Gastrula, deren Urmund indessen geschlossen bleibt, erreicht, als wir die hohen Geisselzellen der vermeintlichen Archiblastula sämtlich zu einer Hohlsphaere gruppiert wiederfinden, und zwar im Inneren der Larve, als gastrales Epithel, und mit den Geisseln nach innen gerichtet. Das dermale Epithel besteht aus epithelial zusammengefügten Wanderzellen der *Phagocytella* und eine Anzahl locker gebliebener Wanderzellen erfüllt den Raum zwischen der Hautschicht und dem Archenteron. Die Blastosphaera war also keine Archiblastula. Sie bestand nur aus dem einen Keimblatt, dem definitiven Entoderm mit starker Prospektivität. Wenn wir in einem etwas späteren Zeitpunkte, wo mittels Invaginationsgastrulation die Einstülpung eingeleitet wird, das eingestülpte Blatt für etwas Sekundäres im Vergleiche zum Blastoderm der Blastula halten und phyletisch das *Volvox*-ähnliche Stadium vor das embolische Gastrulastadium zu setzen pflegen, so müssten wir in dem vorgeführten Falle unsere Annahmen, zumal es sich wirklich um die einfachste Spongie handelt,

gründlich modifizieren. Das Entoderm, das intracellulär verdauende Epithel wäre als primär anzusehen. Die Geisseln der Hohlkugellarve hätten die Bedeutung primärer Locomotionsorgane, die nach dem Festsetzen überflüssig werden und obliterieren, die Darmgeisseln wären anfänglich gar nicht ausgebildet. Die durch Immigration sekundär entstandene und erst im Stadium der Blastula vorbereitete Zellsorte, die nachher an die Oberfläche des larvalen Epithels auszuwandern hat, wäre sekundär als eine Schutzvorrichtung erworben, welche aus einem Dermalbelag und aus Skelettelementen besteht und es den Geisselzellen ermöglicht, sich ausschliesslich der Ernährung zu widmen. Wenn wir in der eingeschlagenen Richtung weiter schreiten, können wir annehmen, dass die einst nach innen gelangenden Propagationszellen von nun an zur Zeit der Auswanderung des schützenden Zellenmaterials ebenfalls nach aussen und zwar zwischen die frühere Körperoberfläche und die Deckschicht zu liegen kommen. Dies führt uns zu einer lange gesuchten Ausgangsform: der *Salinella*. Ihre Körperzellen wären dem Blastoderm der *Ascetta*larve homolog. Diese Zellen besorgen primär das Geschäft der Ernährung. Wäre es übrigens nicht logischer, den Zellen eines einschichtigen *Ascon*-artigen Organismus diese Fähigkeit zuzuschreiben? Primär wäre das Endothel, sekundär das Epithel. Die führende Rolle der *Gastraea* würde der *Salinella* zufallen, die auch vor der erstgenannten den nicht zu unterschätzenden Vorzug besitzt, irgend einmal wirklich gesehen worden zu sein. Die Einführungsöffnungen wären bei *Salinella* und bei der Spongie eine convergente oder gar monophyletische Erscheinung. Wie wir sehen, wäre hiermit auf eine Richtung, die noch Niemandem eingefallen ist, hingewiesen, in der sich die Gedanken zu einem Gebäude ausbauen liessen, welches dem Gebäude der Haeckelschen Phylogenie in nichts nachstehen würde. Indessen, mögen diese neuen Ideen zur Phylogenie ihres Messias harren.

Wie verhält sich nun aber die Sache bei *Sycandra?* Angesichts der grossen Gleichmässigkeit des allgemeinen Typus der Poriferen, werden wir von vornherein im Zylinderepithel der Blastula das künftige Darmepithel und in den körnchenreichen, breiten und kürzeren Blastomeren, die sich anfänglich auf ein kleines, diskoidales Feld an der Blastula beschränken, das dermato- und skeletogene Gewebe der *Ascetta* erkennen. Abgesehen von der früheren Differenzierung dieser beiden Keimblätter, von ihrem verschiedenen Gefüge und ihrer gegenseitigen Lage, wird hier auch ein ganz anderer morphogenetischer Weg eingeschlagen, auf dem der Keim das Stadium der festsitzenden Larve erreicht. Es erfolgt zunächst eine Invagination der Ektoblastomeren, das künftige Entoderm, welches die Aussenwand dieser Gastrula oder Depula bildet, wird mit Geisseln versehen und die Larve verlässt den mütterlichen Körper. Dieses Stadium gleicht morphologisch einem Invaginationskeim im Haeckelschen Sinne umsomehr, als die eingestülpten Zellen undurchsichtiger, reich an körnigen Einschlüssen sind, an Dotterzellen anderer Metazoenkeime erinnern und den vegetativen Pol einnehmen. Nachher wird jedoch die Einstülpung rückgängig gemacht, und der vermutliche Blastoporus wird zum Äquator einer an beiden Polen hochgewölbten Amphiblastula, die ihr Blastocoel merklich reduziert hat. Erst dann folgt die Einstülpung des entodermalen Zylinderepithels als Invaginationsgastrulation am animalen Pole: denn, um die vorhergehenden Stadien dieser definitiven Einstülpung (Taf. VI, Fig. 4) anzupassen, mussten wir sie falsch orientieren und den animalen Pol der freischwimmenden Larve nach unten richten. Beim *Sycon* wird also der Widerspruch voll. Man suchte ihm natürlich in der Weise beizukommen, dass man auch bei den Spongien, wie bei Säugetieren von einer „Pseudogastrulation" spricht, welche „für die weitere Entwickelung der Larve keine Bedeutung hat" und die umgekehrte Orientierung der freien Amphiblastula durch den Umstand erklärt, dass sich die Larve mit dem Urmunde festsetzt.

Dasselbe wie bei *Sycandra* finden wir auch bei *Oscarella* und Placiniden. Auch hier giebt es ein Blastulastadium, dessen animale und vegetative (grössere) Hälfte aus zweierlei verschiedenen Zellen gebaut ist. Auch hier zeigt sich nachher, dass aus dem vermeintlich animalen Gewebe vegetatives Organ, der Darm, und aus dem vegetativen Gewebe das dermale, zugleich als Mesoblast fungierende Keimblatt

entsteht. Nur ist hier in Bezug auf die Beschaffenheit der Schichten das Verhältnis umgekehrt. Das hohe Zylinderepithel wird zum äusseren, das niedrigere Epithel zum inneren Blatt des künftigen Schwammes. Auch hier zeigt es sich ferner, wie viel in den Ontogenien nicht so sehr von der Natur durch Cenogenese gefälscht, als von den Forschern, die von voreingenommenem Standpunkte aus an ihre Arbeit gehen, falsch interpretiert und beschrieben wird. Nachdem durch die trefflichen Untersuchungen von Schulze die Entwickelungsgeschichte von *Sycon* bekannt wurde, hat man erwartet, dass auch bei anderen Spongien die Entwickelung ähnlichen Verlauf nimmt, und so ist auch bei *Oscarella* das Zylinderepithel des *Sycon* homologisiert worden. Die betreffende falsche Figur aus Heiders Arbeit (1) wurde sodann in sämtliche Kompendien aufgenommen und erst durch die ausserordentlich klaren und kritischen Untersuchungen von Maas (3) wurde der Sachverhalt richtiggestellt.

Bei anderen Fibrospongien ist der Verlauf der Larvenmetamorphose morphologisch wesentlich verschieden. Nach Götte (2) wird bei der Larve von *Ephydatia* das künftige Ektomesoderm vom larvalen Ektoderm, welches bei Imago die gastralen Räume auskleidet, epibolisch umwachsen. Bei *Ephydatia* ist die Umwachsung, wie ich mich selbst überzeugen konnte, vollständig, bei anderen Gattungen bleibt am vegetativen Pol der Blastula das innere Gewebe oberflächlich liegen. Nach älteren Angaben geht bei *Ephydatia* das larvale Ektoderm zur Zeit des Festsetzens der Larve zu Grunde und die Gastralräume sollen sich sekundär in dem allein persistierenden inneren Gewebe durch Schizocoelie ausbilden. Nach dem für die Incalcarien neuerdings von Delage aufgestellten Entwickelungstypus persistiert jedoch auch hier, wie bei den übrigen Poriferen das Epithel der nach vorn gerichteten Blastulahälfte oder — wie bei *Ephydatia* — der ganzen Blastula und geht direkt in die Kragenzellen der Gastralräume über; freilich ist dieser Umwandlungsvorgang histologisch sehr kompliziert und weicht von der Darmbildung bei *Sycandra* oder *Oscarella* ab. Der epitheliale Verband der Zellen wird gelöst, die Zellen, deren Rolle inzwischen die bis jetzt subdermal gelegenen Zellen des inneren Gewebes übernehmen, gelangen in die tieferen Gewebsschichten, um hier entweder direkt zu Kragenepithelien der Gastralkammern zusammenzutreten oder vorerst von Zellen des larvalen Entoderms nach Art von Phagocytose aufgenommen und erst nachträglich als Gastralzellen freigegeben zu werden. Lauter Vorgänge, die sich im Bereiche des Poriferenkreises je nach dem physiologisch-morphogenetischen Bedarf des Organismus entwickelt haben und zwanglos ineinander überführt werden können, die aber im Lichte der Gastraealehre wie ein fortlaufendes Rätsel erscheinen müssen und durch deren Prinzipien überhaupt nicht zu erklären sind.

Ein treuer Anhänger dieser Hypothese steht vor der Alternative, entweder die ausgebildete Form der Spongie oder die Lage der Keimblätter in der Larve für massgebend zu halten. Im ersteren Fall geschieht das Unmögliche, dass die Larve eine mit Hilfe der vierten Dimension umgekrempelte Blastula oder Gastrula ist, wie z. B. bei *Ephydatia*, im zweiten Fall verdaut das reife Tier vermittelst der Haut und seinen Darm verwendet es als Körperhülle. Oder aber hält man die Poriferen mit Delage und Bütschli für eine inkongruente Gruppe, die ganz anderen Entwickelungsgesetzen als der Rest der Metazoen unterworfen ist; oder man stellt sich — wie sich Maas (3, S. 674) ausdrückt — auf den Standpunkt, „auf den Vergleich der Keimblätter im Tierreich überhaupt zu verzichten und in ihnen nur eine von den jeweiligen Umständen beeinflusste passende Anordnung des Zellmaterials zu sehen". Die Mehrzahl der Autoren, wie Minchin (1),*) Maas, Vosmaer, Heider, behält die Spongien mit Recht als ein selbständiges Glied inmitten der Metazoenkreise, während diejenigen, die sie einem anderen Metazoenkreise, z. B. den Coelenteraten — wie Lendenfeld — subsumieren wollen, bereits zu vereinzelten Ausnahmen gehören. Delage bezeichnet sie mit dem Namen Enantiodermata wegen der

*) Man findet in Minchins Schrift eine genaue Darstellung aller einschlägigen Hypothesen. Vgl. auch F. M. Balfour, 1.

„Umkehrung" der Keimblätter. Maas (2) vermeidet es, bei Poriferen von Keimblättern zu reden, um nichts über die Homologie oder Nichthomologie derselben im Vergleich zu anderen Organismen zu präjudizieren und bedient sich der indifferenten Epitheta „gastral" und „dermal", um die Derivate der vorderen Geisselzellen der Larve, beziehungsweise der hinteren, körnchenhaltigen Zellen zu bezeichnen (vgl. F. E. Schulze, 3), wobei er darauf hinweist, dass nicht nur die Haut der Spongien, sondern auch die Wände aller inneren Körpercavitäten, einschliesslich der Bruthöhlen, und nur die Kammern und Röhrchen mit Kragenzellen ausgenommen, aus dem dermalen Plattenepithel gebildet sind. So rationell auch dieser Standpunkt ist, vielleicht der rationellste von allen, so möchten wir uns doch die Bemerkung erlauben, dass uns kein Grund zu einer besonderen Reserve vorzuliegen scheint. Wir meinen, dass die auffälligen Gegensätze, die uns beim Vergleich der Ontogenie der Spongien mit anderen Metazoen verblüffen, zum grossen Teil von uns in das Thatsächliche hineingetragen, thatsächlich aber weder prinzipiell noch besonders gross sein werden. Sie fallen uns nur deshalb auf, weil wir uns gewöhnt haben, alles durch das Prisma der Gastraeahypothese und der Keimblättertheorie anzuschauen. Diese Einsicht wird dem Leser nach Durchnahme des nächsten Kapitels klar werden. An dieser Stelle möge nur betont werden, dass die Differenzen, welche innerhalb des Poriferenkreises in der Entwickelung einzelner Formen auftreten, sich grösstenteils auf den Zeitpunkt der Keimblätterentstehung beziehen. Bei einer Art vollzieht sich die Scheidung der Keimblätter ziemlich früh, schon während der Furchung, bei einer anderen, vielleicht nahe verwandten, ist noch die freischwimmende Blastula aus einheitlichen Blastomeren zusammengesetzt und die qualitativen Zellteilungen erfolgen erst nachträglich. Überall ist es dasselbe Blatt, welches sowohl die Dermalbekleidung des Körpers als die sogenannten mesodermalen Elemente und Fortpflanzungszellen zu liefern hat. Immer ist es hauptsächlich in der hinteren Partie der Larve reichlich vorhanden und wenn es an der Oberflächenbildung der schwimmenden Larve teilnimmt, so geschieht es stets in der hinteren Region des Körpers. Wichtig ist auch die axiale (monaxone) Orientierung des Keimes: er setzt sich immer mit dem vorderen Körperpole fest und das Osculum des Schwammes kommt in der Mitte des Dermalfeldes zum Durchbruch. Diese Grundzüge der Entwickelung stimmen bei sämtlichen Spongien überein. Dass aber die Unterschiede lediglich durch spezielle Eigentümlichkeiten der Arten hervorgerufen werden, das ergiebt sich daraus, dass wir — ähnlich wie z. B. bei *Peripatus*arten — in ein und derselben Gattung Entwickelungstypen, die, vom rein morphologischen Gesichtspunkte aus betrachtet, befremden müssen, vereinigt finden. Als Beispiel möchte ich die Gattung *Leucosolenia* anführen. Die Blastula der *Leuc. reticulum* erinnert lebhaft an *Oscarella* und *Ascetta*, sie besteht, wie bei der letzteren Form, aus künftigem Gastralepithel; die Elemente des anderen Blattes wandern multipolar in das Innere hinein, um bei der endgiltigen Verwandlung der Larve nach aussen zu gelangen. *Leuc. variabilis* besitzt hingegen nach Minchin eine heteromere Amphiblastula, wie die *Sycandra* (Taf. VI, Fig. 3); auch nach der Festsetzung kommen bei ihr die grobkörnigen Zellen wie bei Syconen nach aussen zu liegen, es nimmt nur das innere Gewebe zunächst parenchymalen Charakter an und der Darm wird erst später angelegt.

Was endlich die Gastralräume der Poriferen betrifft, so würde der gastraeale Phylogenetiker auch hier in Verlegenheit geraten, wenn er in Höhlen und in Derivaten von Höhlen, die er nur mit dem Archenteron der *Gastraea* homologisieren könnte, dermale, d. i. ektodermale Elemente antreffen würde. Und doch wäre schon in der Organisation der Physemarien, wo die Kragenzellen erst in spiraligen Reihen vorkommen, der Weg angedeutet, wie sich die Verteilung qualitativ und zwar physiologisch verschiedener Gewebe in der durch Darmtiere mit Kragenzellen eingeschlagenen Richtung entwickelte.

Jedenfalls muss auch der gastraeale Theoretiker die unumstössliche Thatsache anerkennen, dass bei keiner daraufhin untersuchten Spongie Archigastrulation durch Embolie vorhanden ist; und dass dort, wo Invagination stattfindet, dieser Vorgang sowohl mechanisch als organogenetisch sich mit den Voraussetzungen der Gastraealehre nicht reimt.

Vergeblich würden wir sie auch bei Cnidariern suchen, wo der gastraeale Typus in unübertrefflicher Reinheit im Organismus der Archhydien zum Ausdruck kommt. Indessen, wie durch neuere Untersuchungen nachgewiesen wurde, giebt es auch bei ihnen keine typischen Invaginationsprozesse. Bei *Hydra* entsteht das entodermale Blatt in einer Weise, die zwischen multipolarer Immigration und Delamination die Mitte hält: der Mund dieser Gastrulatiere ist ebenfalls mit dem Prostomum der Gastraea nicht identisch: er bricht als sekundäre Öffnung durch, nachdem sich ein Darmlumen in dem morulaartigen Keime gebildet hat. Zu primitivsten, gastrulaartigen Organismen gehören unter Cnidariern auch die parasitischen Narcomedusen *Cunina* und *Cunoctantha*. Ihre Entwickelung, die von Mečnikoff untersucht wurde, beweist aufs neue, dass der werdende Organismus an keine Schablone gebunden ist, sondern in wahrhaft unerschöpflicher Mannigfaltigkeit Wege findet, um sein Endziel, seine Form zu erreichen. Bei *Cunina* wird die Keimzelle endogenetisch von einer amoeboiden Zelle erzeugt und furcht sich zu einem Klümpchen von Zellen ab, welches erst sekundär die definitive Form der Meduse erlangt; von einer Invagination und überhaupt von Gastrulation ist keine Spur zu finden. Bei *Cunoctantha* wird jedoch eine Halbsphäre aus einschichtigem Geisselepithel gebildet, die sich nicht in der amöboiden Zelle aufhält, sondern auf der Zelle sitzt und sich mit ihrem „Urmunde“ fest anzusaugen scheint, so dass ihr Lumen vom Plasma der Amöbe erfüllt wird. Das gegenseitige Verhältnis dieser beiden Gebilde ist jedoch nicht das einer Ektodermkalotte und einer Entodermzelle; die Amöbe liefert keinen Nahrungsstoff, sondern fungiert eher als ein Locomotionsorgan. Später dringt sie zwar in das Innere der Keimglocke hinein, die Entodermzellen haben jedoch einen gesonderten Ursprung. Nach Haeckel selbst (8) soll bei gewissen Medusen dennoch eine regelrechte primordiale Blastula vorkommen. Diese Aussage ist indessen unrichtig. Richtig wäre sie nur unter der Voraussetzung, dass jede einschichtige und homoplastische Blase als Formgebilde mit der *Archiblastaea* verglichen und homologisiert werden dürfte, ohne Rücksicht auf ihre Entstehungsgeschichte und auf ihre weiteren Schicksale; mit anderen Worten, die Behauptung wäre richtig, wenn nur das abstrakt Morphologische, nicht aber die Prospektivität der Blastomeren den Ausschlag geben würde. Denn mit den Blastulalarven geschieht im Verlaufe der Entwickelung etwas ganz anderes, als mit der Blastula im palingenetischen Prozesse.

Wir hoffen, dass der Leser im Laufe unserer Darlegung immer mehr zu der Einsicht kommen wird, dass nicht phylogenetische Vergangenheit, sondern vornehmlich die in jeder Ontogenie thätigen Faktoren darüber entscheiden, ob sich der Gang der Entwickelung diesem oder jenem Schema der Darmbildung mehr oder weniger zuordnen wird. Dafür spricht schon der Umstand allein, dass die annähernd palingenetischen Ontogenien in verschiedensten, heterogenen Tiergruppen „sporadisch“ auftreten, bei Formen, bei denen es unmöglich wäre, ein phyletisches Band anzunehmen: so sind nach Haeckel — Echinodermen, wie der Seeigel oder *Synapta* streng „primordiale“ Metazoen, desgleichen gewisse Würmer, wie z. B. *Sagitta*. Doch selbst in geschlossenen Tiergruppen wird die Invagination niemals zur Regel und sie selbst ist niemals primordial. Bei Seeigeln (Taf. VI, Fig. 8) geht ihr meistens mesenchymatische Einwanderung von Zellen voraus. In der Blastula wird also als erster morphogenetischer Prozess unipolare (bei Seesternen, nach Mečnikoff, sogar multipolare) Immigration ausgelöst. Wenn dieser Prozess nicht als Immigrationsgastrulation aufgefasst wird, so ist es nur Willkür des Theoretikers, der in anderen Fällen viel undeutlichere Spuren von Prozessen, die zur Darmbildung in keiner Beziehung stehen, als Gastrulationsstadien aufzufassen pflegt. Durch Immigration wird ausserdem die Prospektivität der Keimblätter verändert und das nachträglich eingestülpte Entoderm ist nicht mehr primordial. Bei *Sagitta* giebt es aber nichts weniger als primordiale Gastraleinstülpung (Taf. VI, Fig. 15). Was sich einstülpt, ist eher die sekundäre Leibeshöhle, ein Peritonealsack. Möge man uns nicht entgegenhalten, die paarige Coelomaussackung sei eine notwendige und in ihrer Ausgiebigkeit gerade für Chaetognathen charakteristische Differenzierung, welcher das schon eingestülpte Archenteron unterworfen wäre. In der einfachen Einstülpung der vermeintlichen Gastrula der *Sagitta* sind die Wände

des definitiven Darmes — also das Entoderm — noch gar nicht vorhanden. Die entodermale Partie des Epithels wird erst sekundär zwischen den Propagationszellen, welche den Apex der Einstülpungswölbung einnehmen, angelegt; durch nachträgliche, lebhafte Zellvermehrung kommt zwischen den künftigen Gonaden eine Falte zur Ausbildung, die sich röhrenförmig gegen den Apicalpol des Keimes vertieft und den Mitteldarm liefert. Das ganze Epithel, das sich von den Rändern des vermeintlichen Urmundes bis zur Anlage der Gonaden erstreckt, ist von Anfang an als Mesoderm, als primäres Peritoneum determiniert. Der Urmund der Autoren ist somit eher eine Pronephridialöffnung, weil er direkt in die Leibeshöhle führt; der eigentliche Urmund im Sinne der Gastraeatheorie wäre aber neben den Gonadenzellen, am Grunde des primären Einstülpungssackes zu suchen, denn dort geht die eigentliche embolische Gastrulation vor sich. Der Pseudoblastoporus schliesst sich übrigens sehr bald und die Analöffnung wird nachher selbständig angelegt. Anhangsweise möchte ich an diese Ausführung die Bemerkung knüpfen, dass Schimkewitsch (3) die „Gastrulation“ gewisser Copepoden in sinnreicher Weise mit der Gastrulation der *Sagitta* verglichen hat, was wenig bekannt sein dürfte (vgl. l. c. Taf. XIV); nur wären die Wände des bei *Sagitta* eingestülpten Sackes bei seinen parasitischen Copepoden vornehmlich an der Oberfläche des Eies ausgebreitet. Was thut aber dieser Autor? Er glaubt uns damit weittragende gastraeal-phylogenetische Ausblicke zu eröffnen; was er jedoch vergleicht und in beiden Gruppen kongruent findet, ist nur die zum Teil ähnliche gegenseitige Lage der Organanlagen, nicht aber Gastrulation.

In den Ontogenien giebt es auch mehrmals Prozesse, von denen es sich kaum sagen lässt, ob der Vorgang eine Invagination sei oder ein anderer morphogenetischer Prozess wie z. B. bei der Bildung epitheloider Gewebe aus lockeren Elementen des Mesenchyms. Es giebt unzählige Zwischenstufen und Übergangsformen, die eine promorphologische Klassifikation als künstlich erscheinen lassen.

Mit dem eigentlichsten Gastrulationstypus durch Invagination wäre also nicht viel anzufangen. Haeckel, der sich dessen sehr bald bewusst wurde, hat sich jedoch beeilt, dem Begriffe der Gastrulation eine genügend elastische Fassung zu geben, um denselben an die mannigfaltigen Arten der Darmbildung anwenden und scheinbar heterogenes phyletisch zusammenfassen zu können. Er hat daher neben der Leptogastrula, wie sie bei der Mehrzahl holoblastischer Eier nach „primordialen“ Furchungen und theilweise aus Amphiblastulis nach inaequalen Furchungen entstehen soll und — wie wir uns an den eigensten Beispielen Haeckels, *Amphioxus* und *Sagitta*, und an vielen anderen überzeugt haben — gar nicht entsteht, den weiten Begriff einer Pachygastrula aufgestellt, deren verschiedene Abarten, wie Discogastrula, mehrschichtige Amphigastrula, Perigastrula u. s. w. hauptsächlich bei mesoblastischen Eiern vorkommen. Hiermit hängen verschiedene Bildungsprozesse zusammen, wie der der Epibolie, der Sterrogastrulation u. dgl. m.

Wollen wir einiges davon genauer betrachten; vor allem den bei dotterreicheren Eiern so oft als Gastrulation beschriebenen Vorgang der Umwachsung.

Obwohl dieser Vorgang an sich, vom morphologischen Standpunkte aus betrachtet — (und doch als ausschliesslich morphologisches Moment soll er nach dieser Lehre in den Ontogenien verglichen werden) — von der Einstülpung völlig verschieden ist, so könnten wir uns dennoch mit der Vorstellung abfinden, dass er Darmbildung bedeutet, insofern hier zwei Urkeimblätter, zwei Primordialorgane als eine äussere und eine innere Anlage zusammenhängen, und in Bezug auf die allgemeinste Topik auf die Doppelglocke einer Archigastrula zurückführbar sind. Ist es nun aber wirklich der Fall?

Wir möchten noch einmal auf das Beispiel des Säugetierkeimes zurückgreifen. Wir sehen eine Blastomerenkugel vor uns, deren äussere Zelllage durch oberflächlich vor sich gehende Zellteilungen gebildet wird und von einem Pole aus diese Blastomerenkugel umwächst; dieses Stadium, von v. Beneden

als „Metagastrula" bezeichnet, entspricht demnach einer epibolischen Gastrulation.*) Dem gegenüber ist zu bemerken, was wir bereits besprochen haben, dass der Vorgang dieser Umwachsung der eigentlichen Darmbildung vorausgeht und eine nicht näher bekannte Bedeutung besitzt, somit als Gastrulation überhaupt nicht charakterisiert werden darf. Zudem giebt es noch Aussagen anderer Autoren, nach welchen die äussere Schicht im Stadium Taf. VI, Fig. 32, überhaupt kein Epiblast ist und sich nach der stattgehabten Ektodermeinstülpung an der Bildung des Embryos gar nicht beteiligt. Ausserdem sind aber die Zellen besonders in jungen Stadien einander völlig gleich, so dass es noch fraglich erscheint, ob hier eine einfache Morula oder Epibolie vorliege, besonders wenn der primitive (entodermale) Hypoblast auch auf dem sogenannten Gastrodiskoidalfelde, dem hypothetischen Urmundgebiete, vom Ektoblast überwachsen wird. Gesetzt übrigens den Fall, dass die Hypoblastkugel von einem einschichtigen Epithel thatsächlich überzogen wird, so würde daraus trotzdem keine Gastrula resultieren: ist doch das Material, welches umwachsen wird, kein Entoderm des Urdarmes, sondern eine Kollektivanlage die epibolische Zelllage wäre nichts als eine einschichtige Kappe, welche dieser Anlage aufsitzt und selbe überzieht. Eher würden wir dieses Stadium mit den oben erwähnten Entwickelungsstadien von *Cunoctantha* vergleichen, — man ist ja in der Gastraealehre gewöhnt, ganz verschiedene Dinge, wie z. B. *Sagitta* und *Amphioxus*, in einem Atem zu nennen. Auch bei *Cunoctantha* entwickelt sich eine einschichtige Kalotte, die den Körper der amöboiden Zelle umwächst: Entodermzellen werden auch dort erst nachträglich gebildet.

Einen epibolischen Umwachsungsprozess kann man besonders deutlich in der Ontogenie der Polycladen beobachten. Ein mächtiger Ballen von Dotterzellen wird, vom animalen Pol herab, von einer Epithelkappe umwachsen. Das wachsende Epithel wird in seinem animalen Teile zum Ektoderm. Jedoch die untere Partie desselben, welche dem Urmundrande der epibolischen Gastrula entsprechen würde, besteht im ganzen Umkreis der Kappe aus Mesoderm. Sollte also dieser Umwachsungsvorgang als Gastrulation aufzufassen sein, dann wäre es eine Gastrula, deren Einstülpung (Archenteron) vom Mesoderm aus stattfindet, und diese zwei Blätter würden hier an dem hypothetischen Prostomialrande zusammenhängen, wodurch aber der Begriff der Gastrula aufgehoben wird. Das dermale Blatt bildet die obere Kalotte des Keimes und umwächst schliesslich - wie es bei einer Dermalanlage nicht anders sein kann - die beiden gastrulierenden Blätter. Bei genauerer Untersuchung zeigt es sich auch, dass das Entoderm nur aus dem oberen und unteren Pole des Dotterzellballens hervorgeht, während die Hauptmasse desselben zerfällt. Wir überzeugen uns also, dass man als Epibolie verschiedene Vorgänge miteinander vergleicht, welche nicht einmal im Habitus Ähnlichkeit haben. Die gegenseitige Verlagerung der Blastomeren bei Polycladen erinnert lebhaft an einzelne Mollusken z. B. unter den von mir beobachteten Furchungsstadien an *Acera*. Was das Lageverhältnis der Keimblätter betrifft, würde ich die Polycladen den Cephalopoden an die Seite stellen. Auch bei diesen Tieren wird die Dotterkugel von einem Ektodermaldiskus allmählich umwachsen, an dessen Rändern - den „Urmundrändern" — ein Wall von Mesodermzellen hervorwuchert. Die Keimesentwickelung der Cephalopoden wird denn auch als Gastrulation, und zwar als discoidale Gastrulation, aufgefasst, weil hier wegen der grossen Nährdottermenge die Embryonalkappe sich längere Zeit wie ein Schildchen ausnimmt. Eine kurze Überlegung dürfte indessen genügen, um einen neuen Widerspruch aufzudecken, dessen sich der Theoretiker mit derlei Generalisierungen schuldig macht. Es heisst, eine Discogastrula müsse bei jenen Tieren auftreten, deren Entoblast so reichlich mit Dottervorrat beladen ist, dass ihm dadurch der Einstülpungsprozess unmöglich gemacht wird. Denn das Primordial-heredive, das palingenetisch Angestrebte bleibt stets die Invagination, während alle anderen Kategorien der Gastrulation lediglich cenogenetische

*) Vgl. in van Beneden, 1, Taf. IV, Fig. 3 und Taf. III, Fig. 6; ferner in van Beneden und Julin, Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'oeuf chez les Cheiroptères (Archives de Biologie), pl. XXIII, Fig. 6 *(Rinolophus ferrum equinum).*

Entartungen und Surrogate der Invagination sind. Was sich aber wegen Überbürdung mit Dotter nicht einstülpen kann, oder was in Form solider Massen das Innere eines sterrogastralen Keimes füllt, ist ein primäres Keimblatt, Entoderm. Anders bei Cephalopoden. Von den Rändern des Embryonaldiskus aus wuchert unter die Keimscheibe eine Hypoblastschicht, deren prospektive Potenz einem Entomesoderm gleichkommt; sie liefert nämlich nicht nur das ganze Mesoderm des künftigen Tieres, sondern nach Angaben der Autoren auch das Dotterepithel, welches den Dotter ebenfalls epibolisch umwächst. Dieses Epithel ist das primäre Entoderm des Keimes und liefert erst später, in Form einer kleinen, ventral gelegenen Ausstülpung die Anlage des definitiven Mitteldarmes (definitives Entoderm). Vgl. Taf. VI, Fig. 27. Es ergiebt sich nun daraus, dass es nicht der uneinstülpbare Entoblast ist, was von der Embryonalkappe umwachsen wird. Es ist der zellenlose Nährdotter, ein Fremdkörper, und das Entoderm wächst zusammen mit der Keimscheibe. Dadurch wird aber der Keim selbst von dem oben abgeleiteten Begriff einer Discogastrula prinzipiell verschieden und müsste im Rahmen der auf morphologische Verhältnisse fundierten Gastraealehre konsequenter Weise als ein besonderer Entwickelungstypus neben dem Typus der Gastrulation behandelt werden.

Man soll vor allem bedenken, dass der Raum, den die beiden primordialen Wände einer Gastrula begrenzen, eindeutig bestimmt ist. Es ist die zwischen den zwei übereinanderliegenden Keimblättern entstehende Furchungshöhle Baers, das Blastocoel. Wie wir uns jedoch an den herausgegriffenen Beispielen leicht überzeugen können, lassen sich die Furchungshöhlen, die in den einzelnen Fällen entstehen, nicht miteinander vergleichen. Bei Cephalopoden liegt das eigentliche Blastocoel zwischen den drei Schichten der Diskoidalanlage, nicht aber zwischen dem Dotterepithel und dem Dotter selbst, wo es im Falle einer wirklichen Discogastrula im Sinne Haeckels ausschliesslich zu suchen wäre. Bei der *Sagitta* ist es ein Raum, der nicht von den zwei primären Keimblättern, sondern vom Ektoblast und Mesoblast gebildet wird, daher dem Blastocoel bei *Amphioxus* nicht homolog ist. Bei den Säugetieren ist es nicht minder fraglich, ob der Raum, der in der epibolischen „Gastrula" (Taf. VI, Fig. 32) zur Ausbildung gelangt, einem Blastocoel gleichzustellen wäre. Zur Zeit der Pseudogastrulation (Metagastrulation van Benedens) besteht noch der Säugetierkeim nach O. Hertwigs Ansicht aus einem einzigen Keimblatte und die Annahme „dass der Keim bereits zweiblätterig sei und dass die nach aussen gelegenen platten Zellen das äussere Keimblatt und die darunter folgenden protoplasmareichen Zellen das innere Keimblatt darstellen, unhaltbar ist." Dafür spreche der weitere Verlauf der Entwickelung. Nach Haddon (**1**) ist die innere Zellmasse der Keimscheibe der Vögel homolog und Gastrulation gehe erst dann vor sich, wenn die ersten Blastomeren in das Innere hineinwandern. Haeckel selbst behauptet übrigens gegen Kölliker und andere, dass der Blastulabegriff zu der „Gastrocystis" der Säugetiere nicht recht passt (**10**, mit einer sehr zu beherzigenden Note auf S. 207). Bei Spongien wären es zwar die beiden primären Keimblätter, die den Furchungsraum begrenzen, ihre Lage ist jedoch verkehrt, wodurch auch die Blastulahöhle in eine inkongruente Bildung umgewandelt wird.

Es giebt noch eine Reihe von Schwierigkeiten, die der Gastraealehre als unüberschreitbare Hindernisse im Wege liegen, indessen an dieser Stelle nicht ausführlich erörtert werden können. So die zahllosen, unbestimmbaren Übergänge zwischen Invagination und Immigration. Diese morphologisch so verschiedenen Vorgänge lassen sich oftmals von einander schwer unterscheiden und haben stets den gleichen morphogenetischen Wert, sofern sie die Darmbildung betreffen. So die Urmundfrage. Die embryonale Schliessung des Prostomiums bei der überwiegenden Zahl von Cnidarierkeimen würde allein genügen, die Wertlosigkeit der Gastraealehre augenfällig zu machen. Es braucht hoffentlich nicht erst auseinandergesetzt zu werden, dass die schweren Einwände, die mit der Urmundfrage im Zusammenhang stehen, nicht dasselbe sind wie die Einwände Fleischmanns gegen die Giltigkeit des biogenetischen Gesetzes, nach denen ein Biogenetiker annehmen müsste, es habe unter den Ahnen der Amnioten Formen gegeben, die, in zwei den Embryonalhäuten entsprechende Hüllen einge-

schlossen, sich weder bewegen noch ernähren konnten. Unsere Einwände in Betreff der Urmundfrage ergeben sich aber nicht nur aus der Thatsache, dass sich der embryonale Mund gerade bei den niedrigsten Metazoen zeitweilig schliesst, sondern auch aus dem wechselnden Verhältnis zwischen der definitiven Mundöffnung und dem Blastoporus. Wenn di erstere einmal am animalen, ein anderes Mal am vegetativen Pol des Gastrulakeimes angelegt werden kann, so ergiebt sich daraus ein grundsätzlicher Unterschied in der morphogenetischen Bedeutung, welche diesem Stadium in den einzelnen Fällen zukommt, und zwei morphologisch ganz gleiche, embolische Gastrulae, die sich in Bezug auf die Urmundbildung heteropol verhalten, würden wir miteinander nicht homologisieren können.

Ähnlich wie beim Blastocoel, hängt auch die Bedeutung der Gastralhöhle von der Qualität und Prospektivität der Gewebe, die sie auskleiden, ab. Die Darmanlage bei Ctenophoren (Taf. VI, Fig. 6 bis 7), deren Wände ähnlich wie bei Chaetognathen, ausschliesslich aus mesodermalem Epithel bestehen, ist nicht dasselbe wie z. B. bei einer Ascidie (Fig. 23, 25)*) wo eine Wand aus dem Chorda-Gewebe und die übrigen Wände aus Entoderm hergestellt sind. Ebenso ist es nicht gleichgiltig, ob der Urdarm von reinem Entoderm gebildet wird, wie bei einem ursprünglichen Coelenteraten, oder aber anderweitige Anlagen, wie bei *Amphioxus* die Anlage der Coelomsäckchen, bei Mollusken die Zellen des Mesenchyms u. dgl. mitführt. Selbst dort, wo das Archenteron aus Geweben, die miteinander vergleichbar sind, hervorgeht, kann es mitunter heterogen sein, wie bei Ctenophoren und Chaetognathen, wo sich das definitive Entoderm in einem Fall am Scheitel der Einstülpung, in dem anderen vom Prostomum aus entwickelt.

Während im Gastrocoel der letztgenannten Tiergruppen das Entoderm zwar anfänglich fehlt aber nachträglich an der Bildung der Wände teilnimmt wie bei *Callianira* oder wenigstens prospektiv enthalten ist, wie bei *Sagitta*, giebt es eine ungeheuere Menge von Tierformen, bei denen die Einstülpungscavität jedweder Spur von Entoderm entbehrt. Obgleich es einleuchten dürfte, dass eine derartige Cavität mit der Darmbildung nichts zu thun hat und niemals als ein Archenteron gedeutet werden kann, nichtsdestoweniger spricht man auch dort von Gastrulation und scheut vor weitestgehenden phylogenetischen Ableitungen nicht zurück. Ein hervorragendes Beispiel bietet die Entwickelungsgeschichte der Gliederfüssler.

Wenn wir zunächst die Ontogenie der Insekten ins Auge fassen (Taf. VI, Fig. 26), bemerken wir an der Ventralseite des stets in die Länge gezogenen Keimes eine mitunter sehr seichte Längsfurche, die im weiteren Verlaufe der Entwickelung gewöhnlich als ein abgeflachtes Epithelrohr — ganz nach Art der Medullarrinne bei Vertebraten — abgeschnürt wird und ausschliesslich mesodermale Organe liefert, zunächst paarige Coelomsäckchen und Mesenchymzellen. Nach irrtümlicher, aber einst ziemlich naheliegender Interpretation früherer Embryologen hält nun Haeckel (15) bis jetzt jenes Keimstadium für „eine echte, durch Invagination entstandene Gastrula". Da sich aus der Ventralfurche unter anderem auch embryonale Coelomsäcke entwickeln, erklärt Haeckel des weiteren die Insekten als „echte Enterocoelier". Mit gleicher wissenschaftlicher Berechtigung könnte man aber auch eine Teichmuschellarve zur Zeit der Bildung der Schalendrüse (Taf. VI, Fig. 21) als „echte Gastrula" erklären; die Berechtigung wäre sogar grösser! Carrière hat in seinen grundlegenden Untersuchungen über die Embryologie der Mauerbiene die Vorgänge zum ersten Male sachlich richtig dargestellt; er hat die beiden Längsfalten, welche sich beiderseits neben der vermeintlichen Gastrularinne entwickeln und allmählich die ganze

*) Es ist zu beachten, dass die meisten Figuren auf der Taf. VI gleich innig orientiert sind und zwar mit dem Primordialmunde nach unten.

Furche überwachsen, in richtiger Weise als zwei laterale Differenzierungen abgebildet, die weder vorn noch hinten miteinander in Verbindung stehen: er weiss bereits, dass die Rinne, die von diesen vermeintlichen Urmundrändern überwachsen wird, reines Mesoderm enthält, dass die ektodermale Metamerie früher als die mesodermale zum Ausdruck kommt und dass das Darmepithel aus zwei gesonderten, an entgegengesetzten Polen gelegenen, sich vom Ektoderm abspaltenden Anlagen hervorgeht. Aber erst der glänzenden Beobachtungsgabe Heymons' (2, u. a.) verdanken wir die endgiltige Klarlegung der Verhältnisse und Beseitigung der Irrtümer. Bei der überwiegenden Zahl der Insekten nimmt der definitive Darm von der Stomodaeal- und Proctodaealeinstülpung des Ektoderms seinen Anfang; bei niederen, protapterygoten Insektenformen wird er im Nährdotter, dessen einzelne oder sämtliche Zellen in epithelialen Verband treten, angelegt. Demgemäss homologisiert Heymons (5, S. 116) den Nahrungsdotter der Hexapoden mit dem Entoblast anderer Metazoen; und vom morphologischen Standpunkt, auf dem Heymons steht, ist es formal richtig. Was ist aber die Folge davon? Das primäre Ektoderm wandert bei den Insekten in Form von zelligen, wenn auch unfertigen Elementen durch die sich geweblich differenzierende Dotterschicht an die Oberfläche des Eies, wie etwa die Ektomesodermzellen bei vielen Poriferenkeimen, und umwächst multipolar den dotterhaltigen Entoblast. Wollte man daher auch bei diesen Organismen von Gastrulation sprechen, so wäre nur die Annahme einer multipolar entstehenden epibolischen oder irgendwie zu bezeichnenden Umwachsungsgastrula zulässig; der Furchungshöhle wäre der lumenlose Raum zwischen dem Blastoderm und dem inneren Dotterblatt homolog. Ein Gastrocoel wäre bei dieser Sterrogastrula nicht vorhanden, während nach Heider und Haeckel die Urdarmhöhle, als Lumen des Mesodermrohres in das Innere aufgenommen, nach erfolgter Zellendissociation in Derivaten des Blastocoels obliterieren müsste. Dass aber diese Auffassung prinzipiell falsch ist, ergiebt sich aus dem Umstande allein, dass bei der nächstverwandten Arthropodenklasse, in der Entwickelung der Chilopoden nach Heymons (7, S. 245) keine Ventralrinne angelegt wird; damit wird einerseits bewiesen, dass die Bildung der Ventralfurche nichts weiter als ein ganz besonderes Merkmal vieler Arthropoden ist, anderseits, dass die Myriopoden, bei bestehender Giltigkeit der Gastraealehre als urdarmlose Organismen in einen kaum überbrückbaren Gegensatz zu den übrigen Gruppen geraten würden.*) Auch in der Klasse der Insekten giebt es einzelne Formen, wo die Primitivrinne vollständig fehlt. Auch bezüglich der Anlage der definitiven Organe herrscht, von der Keimblätterbildung angefangen, grosse Mannigfaltigkeit. Bei *Platygaster* und verwandten Hymenopterenformen, wo sich keine Ventralrinne entwickelt, giebt es nach Kulagin (1) ein blastulaartiges Anfangsstadium, aus dessen Blastoderm die Elemente des künftigen Entoderms und Mesoderms durch multipolare Immigration in das Innere der Blastula gelangen. Bei anderen Hautflüglern resultiert aus der Furchung eine Morula und die Sonderung der Keimblätter geht durch Delamination vor sich. Dass somit bei der Verlagerung der Anlagen im Keime andere Momente, als das Gesetz der Biogenese,

*) Leider ist in der letzten Zeit der Versuch gemacht worden, die alte irrige Auffassung der Ventralinvagination bei Insekten zu revindizieren (C. Escherich, Über die Bildung der Keimblatter bei den Musciden. In: Nova Acta Leopold. Carol. Acad., Munchen 1900). Wieder spricht Escherich von einer „vollkommen typischen Gastrula". Es wird die alte, phantastische „Theorie" hervorgeholt, nach welcher die Ventralfurche einem sehr gestreckten Blastoporus gleichkommt, der sich nachher schliesst, bis auf eine Stelle vorn und eine hinten; dort befindet sich der Mund und der After des Insektes. Man vergisst hierbei vollkommen, dass die Bildung des Stomodaeums und des Proktodaeums selbst dann, wenn die Ventralfurche einer Invaginationsgastrula wirklich homolog wäre, durch selbständige ektodermale Invaginationen, die sich später und von der Rinneneinstulpung getrennt vollziehen, vor sich geht. Das Entoderm, welches, den beiden von Carrière bei *Chalicodoma* aufgefundenen Zentren entsprechend, bipolar aus dem Ektoderm des Vorder- und Hinterdarmes durch Zellwucherung hervorgeht, „musste" zerreissen und in zwei Anlagen zerfallen, weil ja sonst das Lumen des röhrenförmig geschlossenen Darmes mit dem Nährdotter keinen Kontakt hätte und denselben nicht aufzunehmen vermöchte! „Ob die primäre Ursache der Zerreissung — sagt Escherich (l. c. S. 424) — in der starken Längsdehnung des Embryos zu suchen ist, wie es Kowalewski annimmt, braucht nicht näher untersucht zu werden, da es vor allem darauf ankommt, den Zusammenhang der Urdarmruptur und der Dotteraufnahme zu betonen." — Wir würden auf diese naiven Erklarungsversuche einer vergangenen Periode nicht zurückkommen, wenn nicht die Abhandlung Escherichs aufs neue den Beweis erbracht hätte, in welcher Weise noch heute, nach vollem Decennium unermüdlicher Forschungs- und Denkarbeit eines Roux, Driesch und vieler anderer, in der wissenschaftlichen Zoologie theoretisiert werden kann.

entscheiden, dürfte angesichts der extremen Verschiedenheit, die in der Entwickelung unmittelbar blutsverwandter Formen zu Tage tritt, einleuchten. Ebenso ist der Entwickelung der Embryonalhäute keine allzugrosse phyletische Bedeutung zuzuschreiben, indem sie selbst bei höchsten Insekten (*Polynema, Pteromalina*) totale Rückbildung erfahren können.*)

In der umfangreichen Klasse der Crustaceen verläuft die Furchung und die Anlage der Keimschichten in sehr verschiedener, weder vom mutmasslichen Alter der einzelnen Ordnungen, noch von naher Blutsverwandtschaft der Formen unter sich abhängiger Weise. Auch in der Embryologie der Crustaceen hat es nie an undankbaren Versuchen und vergeblichen Bemühungen gefehlt, die Vorgänge der Morphogenese im Lichte der Gastraealehre darzustellen. Bei mehreren meroblastischen Dekapodeneiern mit superfizieller Furchung, welche an die Furchung der Insekteneier lebhaft erinnert, tritt eine kleine Einstülpung auf, die zur Bildung der inneren Schichten in Beziehung steht. Wir halten es indessen für überflüssig, ausführlich darzulegen, dass auch hier die Einstülpungen nicht der embolischen Gastrulation gleichen, sondern lediglich als im Entwickelungsvorgange der Metazoen unvermeidliche Falten von wechselnder morphogenetischer Bedeutung aufzufassen sind. Das kleine, in der Abdominalregion des künftigen Krebses entstehende Grübchen bei *Astacus* ist von der von Faxon bei *Leander*, einer nahestehenden Gattung, untersuchten Einsenkung durchaus verschieden. Bei *Leander* bestehen die Prostomialränder der Einsenkung aus mehrschichtigem, mesodermalen, jedoch nicht nach Art des Invaginationsprozesses umgebogenen Epithel; der Boden der Einsenkung, der aus jungen, dem Dotter aufliegenden Zellen gebildet ist und für das eingestülpte Entoderm gehalten wird, giebt sehr bald den epithelartigen Zellenverband auf, und die Zellen wandern als amöboide Wanderzellen in den Dotter ein. Wenn übrigens allen diesen Einstülpungen die gleichnamige Charakteristik der Gastrulation zu teil werden sollte, so wäre durch dieses willkürliche Vorgehen für die Theorie nichts gewonnen, weil ja bei den nahestehenden Insekten der Gastrulationsvorgang vollständig fehlt. Unter den Crustaceen giebt es zahlreiche Ordnungen, wo eine Einstülpung gar nicht vorkommt. In der Entwickelungsgeschichte der Gammariden hat Della Valle (1) keinen einzigen Zug aufzudecken vermocht, der sich in das Schema der Gastrulation einfügen liesse und in der Entwickelung der Hyperinen (*Hyperia galba*) habe ich ebenfalls keine Spur von Gastrulation auffinden können.

Mit Nachdruck möchte ich auf den Umstand hinweisen, dass bei Xiphosuren, die ohne Zweifel eine der ältesten, am Fusse des Branchiaten- und Tracheatenstammes wurzelnde Gruppe repräsentieren, die Primitivrinne, wie bei Insekten, nicht als Darmanlage, sondern als Anlage des Mesoderms gebildet wird.

Die Gastraeahypothese steht allen diesen Erscheinungen ohnmächtig gegenüber.

Ebensowenig kann sie uns erklären, wie die sehr eigentümlichen morphogenetischen Vorgänge bei niederen Plathelminthen entstanden seien. Weder von Cestoden noch von Trematoden werden gastrale Stadien durchlaufen. Der Keim stellt in beiden Ordnungen eine solide, gleichartige Zellmasse dar und die Differenzierungen beschränken sich auf Entwickelung oberflächlicher Hüllepithelien. Häufig — besonders bei Distomeen — werden diese Membranen epibolisch angelegt (Taf. VI, Fig. 12, 13). Eine kalottenförmige Zelle, die sich an einem Pole des länglichen Keimes bildet und nach Art einer Kappe den Pol umgiebt, liefert durch Teilung weitere, flache, linsenförmige Zellen, die zu einem primitiven, zarten Epithel zusammentreten und bald den ganzen Keim umwachsen. Stets sieht die Gastraeatheorie in derlei Prozessen Gastrulation durch Epibolie; stets erkennt sie in solchen Fällen am vegetativen Körperende ein obliteriertes Prostomum und homologisiert das neuentstandene Epithel als Ektoblast, die inneren Zellen als Entoblast. Hier aber geht eine derartige Erklärung nicht an. Der epibolische

*) Bezüglich der Darmentstehung bei Pteromalinen verweise ich den Leser direkt an die interessante Arbeit Kulagins (1), S. 229—231.

Ektoblast wird abgestossen und die Epibolie wird wiederholt. Es entsteht zum zweitenmal ein typisches Epithel. Aber auch dieses geht unter Degenerationserscheinungen zu Grunde. Nachher findet keine Gastrulation mehr statt, die zur Keimblättersonderung führen würde. Die Zellen werden bloss histologisch umgemodelt, die an der Oberfläche liegenden werden zu definitiven Hautzellen, die axial gelegenen gruppieren sich zum Epithel des Darmes. Die zumeist gesonderte, der Eizelle als Gift mitgegebene Dottermenge wird langsam aufgebraucht. In sehr ähnlicher Weise verläuft die Embryonalentwickelung bei Cestoden.

Wo bleibt aber das biogenetische Grundgesetz? Diese Ontogenien spielen sich ausserhalb seiner Geltung ab. Die Eier entwickeln sich bei diesen Tieren unter Umständen. welche sonst eine ganz normale, das heisst, dem Ideengange der Gastraealehre näherstehende Ontogenie der Metazoen zeitigen. Der Theoretiker macht selbstverständlich für alles und jedes die parasitische Lebensweise dieser Würmer verantwortlich und sagt, diese parasitische, zu Rückbildungen hinneigende Lebensweise färbe bis auf früheste embryonale Stadien ab. Würde es sich bloss um die darmlosen Cestoden handeln, dann hätte die Gastraealehre mit der „Erklärung" ihrer Morphogenie ein leichtes Spiel. Es hiesse dann, die Ontogenie rekapituliere getreu trotz dem Parasitismus der Tiere die phylogenetische Überlieferung; es fände hier epibolische Gastrulation, vielleicht wegen der Mehrschichtigkeit des Urektoblastes, zweimal statt; dann aber gehe das herediv gebildete Hautsinnesblatt zu Grunde, weil die Lebensweise dieses primordiale Deck- und Schutzorgan überflüssig gemacht hat und es bleibe sodann lediglich das kaum differenzierte Urdarmgewebe übrig, welches nachträgliche, durch Zucht erworbene histologische Spezifizierung erfährt. Dieses Raisonnement trifft jedoch offensichtlich nicht zu, wenn man sich den Verlauf der Trematodenentwickelung zurückruft. Diese Darmtiere bringen einen meistens mächtigen Darm zur Entwickelung; dessenungeachtet kommen auch bei ihnen die angeblichen Gastrulationen durch Epibolie vor und die Darmbildung geht ihren eigenen Weg. Hiermit ist aber der indifferente Charakter jener Epibolien erwiesen und die Cestodenentwickelung steht nach wie vor im Widerspruch mit der These Haeckels, dass embryonale Entwickelungsstadien die Blutsverwandtschaft noch so degenerierter Tierformen verraten.

Uns kann es freilich nicht erstaunen, dass eine definitive Erklärung seitens des Phylogenetikers noch aussteht.

Im Gegensatze zu Platoden giebt es darmlose Tiere, die in ihrem Bau die Form einer Invaginationsgastrula getreulich wiedergeben Hierher gehören ausser dem problematischen *Pemmatodiscus* genau untersuchte Organismen, wie z. B. die in Sipunculideen parasitisch lebende *Kunstleria gruveli* oder die verwandte *Pompholyxia*, welch' letztere viel eher als *Trichoplax* für eine abgeflachte Gastrula gehalten werden kann. *Kunstleria* gleicht zunächst einem Kugelabschnitt, der nur aus wenigen Zellen besteht und etwa an eine primitive Meduse erinnert. Die schwach konkave Basis derselben besitzt ein ringförmiges, stark bewimpertes Diskoidalfeld und in der Mitte eine Gruppe von Keimzellen. Nach lebhafter Vermehrung der Zellen des Darmepithels und der Genitalanlage wird die Wölbung des Körpers viel höher, und das Keimzellenmaterial wird als ein epithelartiges Säckchen tief eingestülpt. Dadurch wird eine Gastrula vorgetäuscht, deren Urdarm ausschliesslich aus Keimzellen zusammengesetzt ist; der stark bewimperte Diskoidalring der anfänglich flachen Unterseite bildet nunmehr den runden Blastoporusrand. Bei *Pompholyxia* kommt es nicht zu einer derartigen Invagination, aber die Topographie der Organe ist mit dem Typus der *Kunstleria* identisch. Wir haben vor uns einen neuen Beweis, dass der Begriff der Gastrula und der *Gastraea* weder als ein morphologisches noch als physiologisches Postulat begründet und behalten werden darf. *Kunstleria* wurde morphologisch als „Genitogastrula" beschrieben. Diese Bezeichnung giebt uns zweifelsohne eindeutige Auskunft darüber, was man damit bezeichnen will, aber formal beurteilt, ist sie unsinnig. Der Name „Gastrula" — zu deutsch etwa „Darmlarve" —

ist kein Begriff, der sich in diesem und jenem und noch einem Sinne anwenden liesse. Er giebt zugleich eine Charakteristik der geweblichen Einstülpung. *Kunstleria* ist ebensowenig eine Gastrula, als z. B. die „Schalengastrula" der *Anodonta* (Taf. VI, Fig. 21) keine Gastrula ist.

Der Begriff der Genitogastrula existiert nicht, als Entwickelungsform ist sie jedoch ebensogut von einer wirklichen Gastrula ableitbar als umgekehrt. Salensky (1) hält sie thatsächlich für die Stammform der Metazoen. Sie sei aus *Volvox*-artigen Flagellatenkolonien hervorgegangen. Das innere Gewebe, welches die ursprüngliche Epithelblase erfüllte, bestand aus Keimzellen, besass aber auch entodermale Eigenschaften; es war ein Fagogenitoblast, dessen reife Propagationszellen durch Dehiscenz der Dermalzellen nach aussen gelangten. Durch Lokalisierung dieses Vorganges entstand die Prostomialöffnung, die das Genicoel mit der Aussenwelt in Verbindung setzte und, wenn dem wirklich so war, nicht Prostomialöffnung, sondern Progenitalöffnung heissen sollte. Im homoplastischen Gonocoel kam es weiterhin zur Differenzierung zweier Gewebssorten und schizocoelisch entstand in dem anfänglich gemeinsamen Raume die Urdarmhöhle. Der Vorgang der Delamination und Immigration wäre nach dieser Konjektur primär, die Invagination eine sekundäre Erscheinung. Auch bei dieser Problemstellung geht also die Frage dahin, welche von den angeführten Entstehungsarten des Urdarmes ursprünglich sei und welche von ihr abzuleiten wären? Dasselbe gilt beinahe von sämtlichen, irgendwann konzipierten Entwürfen allgemeiner Genealogie der Metazoen. Einmal ist es die Planula, die durch epitheliale Abspaltung, Delamination, aus der Flagellatenblase entstanden sein mag, wie bei Geryoniden, und diese Annahme heisst Planulatheorie, wie bei Ray-Lankester (1, 2).*) In vielen Fällen sogenannter Perigastrulation und Discogastrulation Haeckels, wo es sich in der Wirklichkeit einfach um gewebliche Differenzierungsprozesse, mit Abspaltung verbunden, handelt, wie z. B. bezüglich der Entwickelungsgeschichte der Amphipoden, sind die Embryologen geneigt, dieser Theorie den Vorzug vor der Haeckelschen zu geben. Man kann z. B. als Beweis den Umstand gelten lassen, dass das sekundäre Ektoderm im Sinne der Gastraeatheorie mehr oder minder der oberen Blastulahälfte entspricht, während es beim *Gammarus* mit dem ganzen Blastoderm identisch ist: so wäre ein solcher Keim eine diploblastische Planula im Sinne Ray Lankesters, wo die Delamination des Entoderms an der Ventralseite beginnt. In einem anderen Fall wird der Sterrogastrula die abstammungsgeschichtliche Priorität zuerkannt, wie bei Goette (2); „am Anfang" sei Geisselektoblast, dann Geisselektoderm und Keimzellenparenchym gewesen. In einem dritten Falle wird einzig eine *Gonium*-artige, einschichtige Placula als möglicher Anfang angenommen; sobald sie durch Delamination zweischichtig geworden war, entstand in ihr infolge von Flüssigkeitsabsonderung die erste Leibeshöhle: Delaminations- und Gastrulationskeime wären sekundäre, durch Einrollung entstandene Abkömmlinge jenes Urstadiums.

Derartige Problemstellung ist falsch. Das Problem ist nicht im Sinne eines „Entweder-oder" aufzustellen. Die Frage, was primär sei, was sekundär, führt zu keiner Lösung. Alles spricht dafür, dass es in der Schöpfungsgeschichte der Metazoenkreise ein „Sowohl" und ein mehrfaches „Als-auch" gegeben hat. Eine diphyletische Theorie wird der Wahrheit stets näher stehen. So spricht beispielsweise Willey (1) auf Grund seiner an zwei *Ctenoplana*arten aus Neu-Guinea angestellten Untersuchungen von einer Urgruppe, aus der sich nach der einen Richtung die Coelenteraten, nach einer anderen die Plathelminthen und Rippenquallen entwickelt haben: die Abstammung der Metazoen wäre somit dichotomisch. Am besten ist es freilich, gleich polyphyletisch zu theoretisieren. Wird man auch mit dem heutigen, nicht so sehr quantitativ als qualitativ unzureichenden Materiale an Kenntnissen nicht gar weit kommen, so wird man immerhin der Thatsache Rechnung tragen, dass — wie aus allem von uns hier Angeführten erhellt — keine einzige von den zu Urphaenomenen der metazoären Zellenvergesell-

---

*) Can the disruptive mouth of „delaminate Planulae" be identical or homogenous (= derived from one and the same ancestral source) with the mouth persisting from the primary orifice of invagination?" etc. — fragt Ray Lankester (p. 400).

schaftung auserkorenen Entstehungsweisen in irgend einem enger umschriebenen Metazoenphylon dominierend auftritt und, wie wir aus der ungeheueren Formenmannigfaltigkeit in monophyletischen Gruppen (Crustaceen, Tunicaten) höchst logisch folgern können, dass eine geringe Verschiebung oder Änderung im Gleichgewichte physiologischer Funktionen mitunter in höchst auffallender morphologischen Transmutation ihren Ausdruck finden kann. Was sind die begrifflichen Kategorien, wie Immigration, Invagination, Morulakeim, Blasenkeim, um deren Vorrang die Lanzen gebrochen werden? Willkürliche Zusammenfassungen, erwünschte Ruhepunkte für den ordnenden Gedanken in einer Unzahl von Übergängen. Bei Coelenteraten findet man verschiedenartigste Kombinationen von Immigration und Delamination, die sich schwer voneinander scheiden lassen; auch Invagination fehlt nicht (Acalephen), sofern sie sich aber bemerkbar macht, stets ist sie, nach Frl. Hydes (1) Ausführungen, eine sekundäre Erscheinung. In anderen Fällen gewinnt gerade die Darmbildung durch Einstülpung primären Charakter. In vielen Fällen wird auch Mac Bride (1) Recht behalten, wenn er für endodermale Prospektivität der hinteren Blastulahälfte eintritt und den Begriff eines vegetativen Epithels mit der hinteren Körpergegend des Keimes für eins erklärt. Alles dies ist aber kasuistisch.

Casuistisch gestempelt sind auch die meisten sogenannten „mechanischen“ Erklärungs- und Begründungsversuche für die Auslösung einer gewissen Gastrulationsform als Urform der Metazoen. Die Problemlösung gestaltet sich bei den meisten Autoren früherer Zeit durchaus einfach. Am populärsten ist die Argumentation, wie wir sie z. B. in dem bekannten abstammungsgeschichtlichen Werke Eimers (1, S. 346 ff.) finden. Dort, wo die Blastula-Homoplasten am häufigsten mit brauchbaren Nahrungsstoffen in Berührung kamen, also an einem der zwei Pole eines monaxonen Blasenkeimes, habe sich die Arbeitsteilung und die Genese des Entoderms vollzogen. Man wird zwar nachdenklich, wenn man beim weiteren Lesen erfährt, es wäre für den Organismus besser, wenn die Ernährungszellen in einer Einstülpung liegen würden, aber das Problem ist inzwischen erklärt und Invaginationsdarm „mechanisch“ abgeleitet, und zwar als eine unumgängliche Folge der Selektion. Etwas anders, jedoch nicht minder mechanisch, versuchte Hamann (2) die Keimblättersonderung in der primären Blastula zu begründen. Entoderm habe sich in der hinteren Blastularegion entwickelt, weil die Zellen in jener Gegend am wenigsten in der Nahrungsaufnahme und Verdauung durch äussere Faktoren gestört waren. Trotzdem zieht Hamann gegen die Invaginationstheorie los. Invagination sei sekundäre Abkürzung der phyletischen Vorgänge; sie tritt schon bei kugeligen Blastulakeimen auf, während Immigration zunächst bei ovalen Keimen vor sich ging. Desgleichen wäre Blastula primär und Morula sei sekundär durch Verbleiben der Keimzellen im Mutterkörper, wo sie sich nicht frei zu zarten, einschichtigen Bläschen entwickeln konnten, hervorgerufen. Wer sagt uns aber, wo die ersten Metazoenkeime ihre Entwickelung durchliefen? Die ganze Auseinandersetzung ist seicht. Der Einblick, den ich dem Leser in jene ineinandergreifende und sich gegenseitig ausschliessende Hypothesenwelt gewähren möchte, wird voller, wenn ich die Annahme Kerschners (1) erwähnen werde, die uns wiederum zur Ableitung des Darmkeimes aus dem Anfangsstadium einer Blastula auf mechanischem Wege verhelfen sollte und den Verfasser zu ganz anderen Resultaten geführt hat. Durch Nahrungsaufnahme wäre es zur Aufspeicherung des Dotters gekommen; dotterhaltige Blastomeren mussten aus mechanischen Gründen in die Tiefe sinken, und so wäre durch Delamination, als phyletisch primären Vorgang, die in der Gastrula ausgedrückte Keimblätterdifferenzierung vollzogen; innen die schweren Dotterzellen, aussen die schützenden Entomeren; Einstülpungsgastrula wäre demnach sekundär und — wenn ich den Ideengang richtig wiedergebe — polyphyletisch ausgelöst worden. Nach Haackes Mechanik ist wieder eine primär entstandene Einstülpung das ursächliche Moment für die spezifische Ausbildung der Entodermzellen. Nach Driesch ist die Einstülpung Folge, und die vorherige Differenzierung der Entodermzellen Ursache der Gastrulation. Verwandt ist auch der Standpunkt O. Hertwigs. Brauer kommt zu dem Ergebnis, dass die Zellendifferenzierung, namentlich deren

Lokalisation im Urorganismus von der allgemeinen Bewegungsart des Körpers abhängt; bei rotierender Bewegung werden sämtliche Zellen gleichartig ausfallen. In weiterer Verfolgung dieser Idee nimmt er an, dass die Zellen, die zuerst in das Innere der Hohlkugel einwanderten, Propagationszellen waren. Bei mehr komplizierten Bewegungsarten muss indessen auch an den oberflächlichen Zellen der Blastula eine Differenzierung im Sinne der Arbeitsteilung Platz greifen. Für die Gastraeatheorie liegt nun nach Brauers Ansicht (1, S. 203) die grösste Schwierigkeit darin, dass man sich keine Vorstellung davon machen kann, wie, um zur multipolaren Entodermentwickelung zu gelangen, die allmählich erworbene und dann befestigte Arbeitsteilung unter den Zellen der Blastula, wieder rückgängig gemacht werden konnte, so dass eine jede Zelle, wie dereinst, die Fähigkeit hatte, den Funktionen der Bewegung, Ernährung und Fortpflanzung vorzustehen.

Nach gethanem Einblick in die Welt der Hypothesen, deren jede zu langen Reihen von progressiven Kettenschlüssen geführt hat, müssen wir also einsehen, dass die Gastraeatheorie nicht nur keine Erklärung oder eindeutige Bestimmung der Entwickelungsrichtung ermöglicht hat, sondern auch, dass uns ihre theoretischen Kettenschlüsse, ob wir sie modo ponente oder modo tollente, nach Goclenius oder Aristoteles verfolgen, auf Holzwege bringen.

Doch genug des Beweismateriales.

VII. Abschnitt.

Zurückweisung der Gastraeatheorie.

Mit ununterbrochen fortschreitender Vertiefung der Analyse morphogenetischer Vorgänge, werden auch präzisere Einschlagsmotive gebracht, um die Gastraealehre durch den Nachweis zu retten, die phyletische Entwickelung, die Differenzierung homoplastischer, kugeliger Monoplastenkolonien in die Keimblattanlagen des Metazoenkörpers hätte nicht anders als eben im Schema dieser Lehre verlaufen können. Namentlich sind es Epigenetiker, die sich in derlei Begründungen versucht haben. Alles oder fast alles wird in der Regel von unmittelbar aktiven Einflüssen der Umgebung auf die Keimzelle und den Keim abhängig gemacht. Ungleiche Lage der Blastomeren unter sich und der Aussenwelt gegenüber führt zur Zerstörung des Gleichgewichts in der Blastula und zur Einstülpung. Die Einstülpung ist — wie sich O. Hertwig (2, S. 95) ausgedrückt hat — „aus den Wachstumsverhältnissen der Blasenwand“ zu erklären. Die Einstülpung bewirkt, dass ein Teil der Blastomeren auf einmal in veränderte, neue Beziehungen zur Aussenwelt getreten ist und dass die invaginierten Blastomeren entodermale Allüren annehmen. Man hat geradezu die Behauptung ausgesprochen, die Stadien phylogenetischer Ontogenesen seien erprobte Lösungen architektonischer Probleme (Kerschner, 1, S. 682). Alles sei durch Druck- und Zugverhältnisse erklärbar. Die Erklärung der Invagination durch passives Hineingedrängtwerden träger Entomeren infolge eines lebhaften Wachstums des Ektoblastes, ist zur stehenden Phrase geworden. Es hält nicht schwer, ihre Unwahrheit aufzuzeigen.

Die Beschaffenheit einer homoplastischen Blastula ist zur Zeit, für uns alle, ob Morphologen oder Physiologen, so unendlich kompliziert, dass wir von einer mathematisierenden Analyse derselben nicht träumen können. Deshalb können wir auch die Ursachen, welche z. B. eine Ingression von einzelnen Blastomeren in das Innere der Blase oder eine gastraeale Einstülpung bewirken, nicht einmal ahnen. Was wissen wir von prospektiven Potenzen der Blastomeren und von Faktoren morphogenetischer Induktion? So gut wie nichts. Nichtsdestoweniger wird die Keimblase bei mechanistischen Erklärungsversuchen in einer Weise behandelt, als ob es ein Ball aus homogenem Gummistoff wäre, an welchem uns die Natur Elastizitätsgesetze zu demonstrieren beliebt. Ich habe es soeben hervor-

gehoben, dass wir zu unwissend sind, um diesbezüglich heute schon etwas auszusagen; aber wir können gegenüber jenen mechanistischen Erklärungsversuchen bemerken, dass sie selbst für einen wirklichen Gummiball keine Geltung haben.

Es handelt sich darum, ob der eine, kleinere Teil der Blase durch ein intensiveres Wachstum des anderen Teiles eingestülpt werden kann. Hierbei sind drei Fälle möglich. Entweder ist der einzustülpende Teil ebenso dick wie der restliche Teil (Taf. V, Fig. 2, rt = rt), oder sein Durchmesser ra ist um die Hälfte kleiner als beim Ektoderm (rt), oder umgekehrt, das Entoderm (rt) ist zweimal so dick als das Ektoderm (ra). Wenn wir auf den elementaren Diagrammen (Fig. 1 und 2), wo das Entoderm dunkel schraffiert ist, den Druck des stärker wachsenden Ektoderms durch zwei Kräfte von der Grösse a b und $a_1 b_1$ darstellen, so gelangen wir nach Konstruierung einfacher Kräfteparallelogramme zu der Resultante Sm_1 (= Sm, Fig. 1), die im ersteren Fall, das ist, bei gleichmässiger Dicke des ganzen Balles, nicht ausreichen wird, um an r t q s, an das Ektoderm, irgend welche Wirkung auszuüben; es wäre denn, eine Ausstülpung (Fig. 5 und 6). Ist aber das Entoderm um die Hälfte dünner, gleich r a a_1s, dann werden die Komponenten des Druckes entsprechend grösser; sie sind z. B. gleich a c und $a_1 c_1$ (Fig. 2) und die Resultante ist gleich Sn. In welcher Richtung wird sie aber wirken? Es leuchtet ein, dass das Kräfteparallelogramm der Resultante — wie in Fig. 1 — nicht St n m, sondern $St_1 n_1 m_1$ sein wird, wobei Sn = ab ist, dass also die Resultante nicht in der Richtung der Pfeile, sondern in entgegengesetzter Richtung wirkt, so dass es sofort zu einer Ausstülpung nach aussen kommen würde. Es ist indessen zu beachten, dass das Ektoderm nicht nur drückt, sondern auch wächst, und zwar, wie die Annahme für die Konstruktion lauten muss, in allen seinen Teilen gleichmässig; infolgedessen wird sich auch der Radius der Ektodermblase vergrössern. Ist nun der vom Entoderm eingenommene Oberflächenausschnitt der ganzen Blastula aus schwachem Material, das sich nicht selbständig vergrössert, hergestellt, dann würde es keineswegs zu einer Exogastrulation kommen, wie man dies vielleicht erwarten würde, sondern die schwächere Membran würde einfach in die Ebene ausgedehnt werden, um dem Zuge der wachsenden Blase folgen zu können (Fig. 3 und 4). Im dritten Fall, wo das Entoderm, wie wir es thatsächlich an den meisten wirklichen Keimen sehen, massiver ist, wäre dasselbe durch den allzuschwachen Druck gar nicht alteriert und das Ektoderm würde über ihm entweder eine kugelige Blase mit vergrössertem Radius, oder eine oval abgeflachte Sphäre erzeugen (Fig. 9 und 10), wenn wir den durch die Starrheit des Entoderms hervorgerufenen Ungleichmässigkeiten in der bisher gleichmässig fortschreitenden Oberflächenvergrösserung des Ektoderms Rechnung tragen wollen:*) das Entoderm aber wird sicherlich nicht invaginieren, sondern — wie wir das an vielen Keimen in der That wahrnehmen — sich als stärkere Vorwölbung abheben.

Im vorigen Abschnitt, bei Schilderung der Gastrulation von *Amphioxus* haben wir gesehen, dass einzelne Autoren den Einstülpungsvorgang als Folge einer Resorption des flüssigen Blastocoelinhaltes durch die Entodermzellen zu erklären versuchten (Hatschek). Wir können dem Falle eine geeignetere Formulierung geben. Bekanntlich verhalten sich bei zwei Hohlkugeln verschiedener Grösse deren

Oberflächen $F : F_1 = r^2 : r_1^2$

und deren Volumina $V : V_1 = r^3 : r_1^3$;

wenn also eine Blastula wächst, so ergiebt sich daraus, dass sich ihr Volumen rascher vergrössert als

*) Alles das ist zu sehr vereinfacht worden, um mathematische Formeln im Texte zu vermeiden. Wollte man exakter vorgehen, dann müsste man vor allen Dingen den Elastizitatscoëffizienten berücksichtigen. Um ihn zu erhalten, muss man die Zugkraft durch den Unterschied in der Länge des betreffenden Stranges dividieren, oder das Elastizitätsvermögen als Grösse in Anspruch nehmen. Das Ganze wird sich im Gleichgewicht befinden, wenn die Resultante Sm_1 durch eine gleichgrosse Gegenkraft Sm in ihrer Wirkung annuliert sein würde. Alle drei, in einer Ebene gedachten Kräfte sind jede für sich dem Sinus des Winkels, den die beiden anderen einschliessen, proportional. Wenn $Sm = Sm_1$, $ab = Sn = Sn_1$,

$$Sn : St : Sm_1 = \sin \alpha : \sin \beta : \sin \gamma.$$

Da nun $Sm_1 = Sm$, $\sin \alpha = \sin n\, St_1$, $\sin \beta = \sin t\, Sn_1$, $\sin \gamma = \sin n\, St$, folglich

$$Sn : St : Sm = \sin n\, St_1 : \sin t\, Sn_1 : \sin n\, St.$$

U. s. w.

ihre Oberfläche; wenn die Menge der secernierten Blastocoelflüssigkeit mit der Volumenvergrösserung nicht gleichen Schritt halten kann, dann gelangt man auch ohne die sehr unwahrscheinliche Annahme einer Resorption durch das Entoderm zu dem erwünschten Resultate: in der Blastula würde bei fortbestehender Straffheit des Epithels ein Vacuum entstehen; es wird also durch den Gegendruck des umgebenden Mediums eine Einstülpung erzeugt werden müssen. Ist es nun aber irgendwie wahrscheinlich, dass sich das starre und massive Entoderm einstülpen wird? Wer je eine aus dünnem Ektodermepithel und dotterhaltigen Entodermzellen zusammengesetzte Keimblase in Nelkenöl zu überführen hatte, wird entgegengesetzte Erfahrungen gemacht haben. Und dann, ist es nur irgendwie wahrscheinlich, dass die Metazoenentwickelung wirklich diesen Weg in der Phylogenese gegangen ist? dass sich die vacuumscheue Blastaea stets in einer bestimmten Gegend einstülpte und dass das eingestülpte Epithel infolge der eintretenden Lageveränderung zum Entoderm wurde, wie es der Biomechaniker Le Dantec, der Zoologe Eimer u. A. erwarten? Driesch würde diesen Erwartungen zweifellos die Thatsache entgegenhalten, dass er (7) Blastulakeime künstlich zur Faltung brachte und dass die eingestülpte Partie des Epithels trotzdem nicht als Entoderm differenziert wurde. Wir selbst würden einen derartigen Gegeneinwand nicht erheben, weil es ebenso thöricht wäre, aus dem Ergebnisse jener interessanten Experimente auf das normale Geschehen zu schliessen, wie etwa auf Grund des Misslingens von Experimenten mit dem Ohrabschneiden bei Mäusen und Ratten auf die Nichtvererblichkeit somatogen erworbener Eigenschaften schliessen zu wollen. Wir stützen uns indessen auf das ganze bis jetzt erschlossene Gebiet embryologischer Thatsachen, wenn wir im Einklang mit den Resultaten des Experimentators behaupten, dass die Blasenwand durch entodermale Invagination auf innere Anstösse eine Antwort giebt, dass die gastraeale Differenzierung auf vorbestimmten Induktionen beruht und aus einer bereits im Ei präformierten Organisation resultiert. Redensarten wie „Einstülpung infolge reger Zellvermehrung“ oder „Unmöglichkeit der Einstülpung infolge des Dotters“ sind eben nichtssagende und öfters sogar falsche Phrasen. Man spricht so viel von der Elastizität der Blastulawände; sind sie denn wirklich so „elastisch“? Wer je selbst embryologische Untersuchungen durchführte und besonders beim Studium von Schnittserien die unerschöpfliche Mannigfaltigkeit der Blastomeren, ihre offensichtliche regionale und individuelle Spezietät, die meistens viel zu subtil ist, um in unseren Beschreibungen nach Gebühr berücksichtigt zu werden, kennen lernte, der wird auch von den Ursachen der Umwandlung eine andere Vorstellung davongetragen haben. Wenn uns die Umwandlung einer Endogastrulation in Exogastrulation in Lithiumlösungen experimentell gelingt, so wäre ein mechanistischer Phylogenetiker vielleicht geneigt, das Experiment eher zu Gunsten seiner Aufstellungen auszulegen. Wenn wir uns jedoch die Thatsache zurückrufen, dass künstlich hervorgerufene Gastrulation, der Prospektivität der beteiligten Zellen gemäss, auch noch ein umgekehrt orientiertes Stomodaeum hervorbringen kann (Taf. V, Fig. 7), oder dass sich bei andauerndem Verweilen der Larve im chemisch veränderten Medium nach und nach die entodermale Ausstülpung vergrössert, bis schliesslich vom ursprünglichen Ektoblast nichts mehr übrig bleibt als ein winziger Knopf und die Blastula in eine *Ascetta*-artige Endoblastula (mit verschiedener Prospektivität) umgewandelt wird, dann wird wohl auch der Mechanist seine Behauptung nicht weiter aufrecht erhalten können, auch diese morphogenetischen Vorgänge seien durch mechanische Notwendigkeit dem Hohlbläschen aufgezwungen worden. Wie wird man als „mechanische Notwendigkeit“ die Fälle erklären wollen, wo sich dotterhaltige Blastomeren rascher abfurchen und kleinere Zellen liefern als die hyalinen Ektomeren? oder wo gleich die ersten Furchen ein mit Dotter prall angefülltes Ei in ganze Zellen zerschnüren? oder aber wo die Darmbildungsprozesse trotzdem, dass vorn das Ektoderm weit mächtiger entwickelt ist, den gewohnten Verlauf nehmen? Wie lässt sich „mechanisch“ die Entwickelung des Froschkeimes erklären? Ist es auch hier die Druckkraft der Ektoblastlamelle oder Horror vacui, der die Dottermasse hineinbiegt und zur embolischen Gastrulation zwingt, bis von dem anfänglich breiten Urmunde nur mehr der Rusconische After übrig bleibt? Wären es wirklich mechanische

Faktoren, die hier den Ausschlag geben und die Metazoenentwickelung in gastraeale Bahnen bringen mussten, wie wäre es zu erklären, dass sie in die heute vor sich gehenden Ontogenien verschiedener Tiere nicht mehr leitend, auslösend und differenzierend eingeschaltet sind? Das wieder dotterfrei gewordene Ei der Säugetiere müsste sich doch wieder nach dem Typus der Stammform, des *Amphioxus* entwickeln können. Sind übrigens die höchst bestimmt geordneten Keimblattdifferenzierungen bei coeloblastischen Entomostrakenkeimen, wie sie uns namentlich durch die umsichtigen Beobachtungen Grobbens *(Cetochilus, Moina)* erschlossen wurden, wo die Entodermgruppe zuweilen eher ausgestülpt als eingesenkt erscheint, ebenfalls mechanisch verständlich? In allen solchen Fällen — und die Entwickelungsgeschichte kennt keine anderen — wird von den Anhängern der Gastraealehre auf cenogenetische Einflüsse hingewiesen. Mit jenem Hinweise wird uns aber nichts weiter gesagt als eingestanden, dass man weder die gastraeale Phylogenie aus mechanischen Prinzipien als entwickelungsgeschichtliche Notwendigkeit zu erklären vermag, noch mit ihrer Hilfe die Formenmannigfaltigkeit einzelner Ontogenien im mechanistischen Sinne unserem Verständnis näher zu bringen. In beiderlei Richtungen steht die Erklärung noch aus.

Es giebt in der heutigen Formenwelt keine *Gastraea*, und eine subjektive Meinungssache ist es, wenn einzelne Autoren — wie z. B. Apáthy — behaupten, es habe nie eine gegeben. Es handelt sich um einen im gastraealen Sinne entwickelten Heteroplastiden mit zweifachen Zellsorten. Selbst die ursprünglichsten Spongien folgen jedoch ganz verschiedenen, auch mechanistisch verschiedenen Voraussetzungen. Die Trochophoratheorie besass vor der Lehre Haeckels den schwerwiegenden Vorzug, dass in der philippinischen *Trochosphaera aquatorialis* ein Organismus bekannt wurde, welcher der postulierten Stammform im wesentlichen gleicht und für die Hypothese eine reale Basis schafft. Diese Basis fehlt aber der Gastraealehre. Ausserdem giebt es bei einer grossen Zahl von Tieren, deren phyletischer Zusammenhang in mehreren Fällen keinem Zweifel unterliegt, thatsächlich konvergent entwickelte Larvenformen, wodurch erstens die biologische Bedeutung des Lovenschen Larventypus erwiesen wird, zweitens die Annahme, dass Tiergruppen mit Trochophorastadien einander näher stehen, als es sonst zu vermuten wäre, an Wahrscheinlichkeit gewinnt. Wir haben uns indessen im Laufe unserer Untersuchungen überzeugt, dass sich die Sachen bei der Gastraealehre ganz anders verhalten. Es lässt sich z. B. nicht leicht ein zweiter Tierkreis finden, wo embolische Gastrulation der organologischen und geweblichen Beschaffenheit des Organismus so vollkommen entsprechen würde wie die Coelenteraten. Thatsächlich begegnen wir in ihrer ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Knospung sehr oft Faltungen, Ein- und Ausstülpungen der Epithelien. Dessenungeachtet ist trotz der grossen Mannigfaltigkeit ihrer Ontogenien kein einziger Fall typischer Embolie bekannt. Selbst bei einer *Hydra* lassen sich nicht einmal Spuren von eventuell rückgebildeter Embolie erkennen. Noch ursprünglichere Organismen, die die Schwelle metazoärer Organisation noch lange nicht überschritten haben, wie die Mastigoden, sind mit Archi- und Coeloblastulastadien nicht zu vergleichen; eine *Eudorina*, *Stephanosphaera* oder *Volvox**) zeigen uns höchstens den Weg, den die phyletische Transmutation in Metazoen bei gewissen Organismen gehen könnte, inmitten einer Unzahl von anderen Möglichkeiten. Ebensowenig können acoele Organismen als Belege für die Ursprünglichkeit einer acoelen Sterroblastaea gelten; wenn sie es aber wirklich thun würden, dann wäre die Urform nicht minder keine Gastrula, und das phylogenetische Gebäude müsste nach anderen Prinzipien, von Grund aus umgebaut werden. Dasselbe gilt vom Typus der Ingression u. s. f.

Eine Ausnahme müsste man bei der Clausschen Blastaeahypothese machen. Zur Zeit ihrer Aufstellung war sie allerdings trotz der Häufigkeit der Coeloblastulastadien in den Ontogenien kaum

*) A. Hyatt hält sie sehr unpassender Weise für echte Mesozoen.

mehr begründet als die Lehre Haeckels. Gegenwärtig kennen wir jedoch eine Form, die sich in vielen wichtigen Merkmalen von einer Archiblastula nicht unterscheidet: wir meinen die *Salinella*. Störend wirkt hierbei vor allem die doppelte, axial gelegene Öffnung, da wir uns von der Nahrungsaufnahme und der Verteilung der Assimilate bei geschlossenen Blastaeen nur mangelhafte Vorstellungen machen können; weniger stört ihre bilaterale Symmetrie; die Fortpflanzungsweise der *Salinella* ist eher ein „Dafür" als ein „Dagegen". Somit würde der Blastaealehre grössere Wahrscheinlichkeit zukommen. Von unserem Standpunkte aus betrachtet, reicht natürlich auch dieser Umstand nicht zu, um der Blastaealehre irgend welchen Erklärungswert beizumessen. Ist sie doch nur scheinbar ein Gegensatz der Haeckelschen Hypothese. Thatsächlich sind bei ihr dieselben Prinzipien entscheidend; der Unterschied beschränkt sich lediglich darauf, dass sie ein früheres Entwickelungsstadium als das gemeinsame Ausgangsstadium der phyletischen Entwickelung für alle Metazoen annimmt, so dass der monophyletische Ursprung derselben um eine Stufe tiefer an der genealogischen Leiter zu liegen kommt. Die Vereinfachung, die sich daraus als unmittelbare Folge ergiebt, erweitert auch um ein beträchtliches die Grenzen ihrer Brauchbarkeit als Massstab der Vergleichung, rettet aber nicht das Prinzip.

Thatsache ist, dass weder die gastraeale noch irgend eine von den hier besprochenen Theorien das, was sie verspricht und wozu sie methodologisch dienen soll, erfüllt. In morphologischer Hinsicht, ihrer eigensten Domäne, wo es sich um die gegenseitige Lage der Keimblätter handelt, genügt eine solche Lehre nicht, weil sie hierin der bestehenden Mannigfaltigkeit trotz allen gekünstelten Verallgemeinerungen, die ihren Wert in methodologisch-formaler Beziehung sehr erheblich vermindern, keine Rechnung trägt. Sie schafft Schablone. Ihre Kunstbegriffe mochten einst, als die Kenntnisse noch lückenhaft und überhaupt unzureichend waren, als ordnende Begriffe hie und da verwendbar sein und Nutzen bringen; sobald aber unsere Kenntnisse über ihre Köpfe hinausgewachsen waren, wurden sie zur Last und zum Panzer, welcher den neuerschlossenen Wahrheiten Gewalt anthut und den Fortschritt hemmt. Sie ist unzureichend als phylogenetisches Erklärungsprinzip, welches uns die Homologie der Keimblätter und der Organanlagen, die wahre Homologie gemeinsamer Abstammung aus denselben Teilen des Keimes aufzeigen könnte, weil selbst dort, wo z. B. eine Invaginationsgastrula auftritt, die prospektive Potenz ihrer beiden Epithelwände von Fall zu Fall wechselt und bei einzelnen Organismen diametral verschieden sein kann. Eine solche Theorie, zumal die Gastraealehre, genügt auch physiologisch nicht im mindesten, weil der tierische Organismus das Problem der Ernährung in verschiedenster Weise zu lösen vermag und auch verschieden löst. Zeugnis davon legen nächstverwandte Formen ab, bei denen nicht selten ein von Grund aus heterogener Darmtypus beobachtet wird. Ein eklatantes Beispiel bieten die Insekten. Sie bilden eine monophyletische Tracheatenklasse, an deren Einheitlichkeit kein Zweifel rütteln kann, und der Darm wird selbst bei Repräsentanten derselben Ordnungen und Familien in erstaunlich mannigfacher Weise angelegt: bei *Hydrophilus* entsteht er aus zwei ektodermalen Einstülpungen, bei manchen Thysanuren aus Zellen, die sich an der Oberfläche der Dotterzellen befinden, bei *Macrotoma vulgaris* aus innerem Zellhäufchen, welches genau die Mitte einer kugeligen, aus äqualer und totaler Furchung resultierenden Morula hält. Grössere Kontraste sind kaum mehr denkbar. Noch unverständlicher gestaltet sich die Bildung des Darmes bei ektoprocten Bryozoen. Durch Invagination entsteht der Darm der Larve, entwickelt sich regelmässig und gewinnt eine zweite Öffnung an der entgegengesetzten Wand des Keimes. Von nun an verfällt er vollständiger Dissociation und Degeneration, die Larve wird darmlos, und nur im lockeren Gewebe, welches das Innere durchsetzt, lassen sich Derivate des obliterierten Darmes nachweisen. Nachher stülpt sich die äussere Wand an einer Stelle, die zu der früheren Darmeinstülpung in keiner Beziehung steht, ein und führt nicht etwa zur Anlage eines neuen Darmes, sondern zur Totalanlage eines Polypids, samt dessen definitivem Darm und sonstigen Schichten. Hier liegt ein Prozess vor, der sich nicht physiologisch auffassen, sondern nur als irgend wie durch Abkürzung phylogenetischer Entwickelungsprozesse entstandene Eigen-

tümlichkeit der Ektoprokten verstehen lässt, wobei man aber nicht vergessen darf, dass diese hier zum Ausdruck kommende phyletische Vergangenheit in ihrem geschichtlichen Verlaufe sich am Leitfaden physiologischer Bedürfnisse abgespielt hatte. Ein derartiges Problem ist nun, wie es aus dem früheren einleuchten dürfte, mit Hilfe einer Hypothese, wie die Haeckelsche, nicht zu lösen; sie gewährt uns weder einen Einblick in das obwaltende Abhängigkeitsverhältnis zwischen Form und Funktion (phylogenetische Umwandlung) noch sagt sie uns, wie das aktive Leben im Organismus des Embryos auf die morphologisch-physiologische Überlieferung, aus welcher er als Lebensform resultiert, zurückwirkt. Dasselbe gilt bezüglich der Erscheinungen, die uns z. B. die Keimblätterentwickelung bei gewissen Spongien bietet. Bei Süsswasserschwämmen werden ja sämtliche im Körper des reifen Tieres vorkommende Zellsorten auf einmal, „wie mit einem Schlage" differenziert, so dass man nicht im Stande ist zu sagen, jene Blastomeren lieferten das Ektoderm, andere das mittlere Gewebe u. s. w. Diese Verschiebungen in der Chronologie der Morphogenese sind ebenfalls lediglich am Leitfaden physiologischer Momente zu analysieren, und dazu ist die Gastraealehre nicht befähigt. Sie selbst und jede andere Hypothese desselben Typus formulieren hier das Problem stets in einer Weise, als ob es sich nur um rein geschichtliche Feststellung des Datums handeln würde, wann diese oder jene Zellsorte des Metazoenorganismus geschaffen wird. Je nach der Art persönlicher Erfahrungen, wird und muss man bei so geformter Auffassung, der einen oder der anderen Zellsorte den Vorrang einräumen und behaupten, es seien dies Keimzellen, welche multipolar in das Innere der Urcoeloblastula einwanderten, wie dies Brauer thut, oder Fagocyten oder einsinkende Dotterzellen: stets wird eine Norm gefunden, welche für sämtliche Metazoen phylogenetisch bindend sein soll, aber niemand sucht nach jener höheren Geschehensnorm, die, alles bindend, Mannigfaltigkeit schafft. Und daher bleibt das Problem der Protacoelen, schizocoeler, enterocoeler und blastocoeler Metazoenlarven und Metazoenformen nach wie vor bestehen.

Delage (3, II) sagt an einer Stelle: „chez des formes très inférieures ou dégradées par le parasitisme, l'endoderme peut manquer, mais alors il existe chez l'embryon et, lorsqu'il manque même chez cel-ci, les autres traits d'organisation sont tellement conformes à ceux des autres métazoaires, qu'il est impossible de les séparer de ceux-ci." Was wird damit behauptet oder eingestanden? Es wird die Thatsache konstatiert, die Wirkung der Cenogenese sei so mächtig, sagen wir allmächtig, dass alle Kriterien, auf deren Existenz die Gastraealehre und alle ebenbürtigen Lehren fundiert sind, zu völligem Schwund gebracht werden können; in gewissen Fällen nur einzelne von diesen Kriterien, wenngleich so fundamentale wie z. B. ein ganzes Keimblatt; und dies sind noch die günstigen Fälle, wo es für den Morphologen noch unmöglich ist, „de les séparer de ceux-ci"; in gewissen anderen Fällen so viele Kriterien, dass der Morphologie jede Orientierungsmöglichkeit benommen wird. Wir können indessen schon jetzt zwei positive Ergebnisse festhalten; einerseits, dass im grossen und ganzen die morphologische Mannigfaltigkeit unter Entwickelungsstadien (embryologischen und metamorphotischen) bei weitem grösser ist als bei den Imagines, als Bautypus betrachtet; anderseits, dass der Begriff der Metazoen nicht an die Anwesenheit von 1, 2 oder mehreren Keimblättern gebunden ist, durch welch' letztere Einsicht der Schwerpunkt der taxonomischen Arbeit nicht unerheblich verschoben werden muss. Mit der ersteren Einsicht aber ist gesagt, dass durch Aufdeckung neuer vergleichend-embryologischer Thatsachen so wenig, wie auf Grund der bisherigen Kenntnisse neue Einsicht gewonnen werden kann.

Bedenkt man, wodurch eigentlich eine „Gastrula" als Entwickelungsstadium der Metazoen gegeben ist, und berücksichtigt man bei dieser analytisch-synthetischen Untersuchung sei es nur jenes beschränkte Formengebiet, welches auf diesen Blättern entrollt wurde, so kann man nicht umhin, als das einzig bleibende und gemeinsame Merkmal den Darm, das Verdauungsorgan, in allen nur möglichen Phasen der Evolution und der Involution zu erkennen. Was lehrt nun also die Gastraea-

theorie? Sie lehrt, dass sämtliche Metazoen, wir könnten ebensogut sagen, sämtliche Tiere oder gar sämtliche Lebewesen, ein Ernährungsorgan oder wenigstens einen Ersatz des Ernährungsorganes besitzen: nichts weiter. Das ist in richtiger Fassung der Inhalt, den ihr niemand abstreiten wird. Gleichzeitig aber heisst das, dass sie keine wirkliche Theorie ist, dass sie kein ausbauendes und Lücken überbrückendes Element in sich enthält. In diesem Sinne wäre sie gleichwertig mit einer Antennentheorie der Arthropoden oder Kopftheorie der Wirbeltiere oder einer Blättertheorie der Phanerogamen, wenn diese Theorien nur zur Feststellung der Thatsache, dass Tiere Köpfe und Fühler und Pflanzen Blätter besitzen, tauglich wären.

Man sagt oft und gerne: „Gastrula ist ein immer notwendiges Durchgangsstadium" (Hertwig, 2). Es ist, wie wir uns im Laufe dieser Untersuchungen unzählige Male überzeugen konnten, gar nicht wahr. Gastrula ist nichts als ein Ausdruck für die Erkenntnis, dass die ektodermale und die entodermale Gewebssorte verschiedene Rollen in der Lebensphysiologie der Tiere zu spielen haben. Darauf beschränkt sich denn auch das positive Ergebnis vieler vom morphologischen Standpunkte aus unternommener und durchgeführter embryologischer Untersuchungen. Zu keinem anderen Resultate gelangte auch Gurwitsch (1) in seinen Experimenten mit Anurenkeimen, wenn er annimmt, dass die Einstülpung am Froschkeim sekundär entstanden sei, während die Wanderung der Entoblastzellen vom Boden des Endocoels gegen das Dach des Hohlraumes primär ist; dabei war aber die Gastrula, auf die er mit Lithiumchlorid einwirkte, radiär symmetrisch gebaut und hielt in ihren Charakteren zwischen entsprechenden Entwickelungsstadien des *Amphioxus*, der Selachier und der Amphibien die Mitte. Auf Grund experimenteller Erfahrung zieht Gurwitsch den Schluss, dass die Gastrula sekundär angelegt werden kann und dass sie in ihrer Symmetrie durch den Bau des betreffenden Imaginaltypus bestimmt wird, sagt also dasselbe, was sich aus unserer oben ausgesprochenen These als unmittelbare Folge ergiebt; nur sind bei ihm die Prämissen und auch die Interpretation des Resultates verschieden. Gastrula entsteht polyphyletisch, und zwar aus anderen Gründen als z. B. denjenigen Mečnikoffs, welcher in seiner Fagocytellatheorie denselben Boden betritt, den auch die Gastraealehre wandelt; nur hat er ein anderes morphologisches Moment, das der Zellingression, in den Vordergrund gestellt: formal ist aber Ingression mit Embolie gleichwertig. Überall wird die Frage dahin zugespitzt, welcher morphogenetische Vorgang, sei es ontogenetisch, sei es phylogenetisch, früher und welcher später ausgelöst wird. Und doch sollte man eher fragen, wodurch dieser und wodurch jener Vorgang ausgelöst wird. Würden wir durch physiologische Analyse zu den Auslösungsursachen gelangen, erst dann würden wir Entwickelungsstadien verschiedener Organismen mit Erfolg vergleichen können. Nimmt man drei ungefähr gleichaltrige Stadien von Mollusken in Betracht (Taf. VI, Fig. 20—22), so muss man zunächst fragen, warum sämtliche Mesodermelemente bei *Chiton* anfangs an der Begrenzung des embolischen Archenterons beteiligt sind, warum bei *Patella* die Descendenten der sogenannten Entomesodermzellen, die am Anfang der Darmeinstülpung liegen, sofort in das Blastocoel gelangen, und warum bei der Teichmuschel das Mesoderm in Form von Mesenchymelementen und deren Derivaten (wie der Mesenchymmuskeln) in der ganzen Leibeshöhle sich bereits zerstreut haben, als die Darmlage noch in Form eines unscheinbaren Zellhäufchens zu sehen ist; warum endlich die mächtige Einstülpung nicht das Entoderm, sondern das Ektoderm betrifft und zu einer früheren Schalenbildung dient. Dieselben Fragen beziehen sich auch auf die Entwickelung der Spongien. Wird man einmal den einheitlichen Auslösungsgrund, der natürlich von subtilsten phyletisch summierten und physiologisch eingeleiteten Eigenschaften des Organismus in seiner Emanation abhängt, kennen, dann wird man nicht nur die zeitlichen und sonstigen Unterschiede in der Entfaltung ontogenetischer Komponenten begreifen lernen, sondern man wird auch mit seiner Hilfe über die Blutsverwandtschaft der Organismen nicht vermutungsweise, sondern mit relativer Sicherheit urteilen können. Denn es versteht sich wohl von selbst, dass wir weit davon entfernt sind, auf Grund gastraealer Discordanz, die gemein-

schaftliche Abstammung betreffender Formen und Formengruppen in Abrede zu stellen. Im Gegenteil, wir ahnen ihre Verwandtschaft hypothetisch und suchen nach thatsächlichen Beweisen; wir wollen eben vage, wenn auch tief in unserer Überzeugung wurzelnde Vorstellungen und Vermutungen in exakte Form der Wissenschaft verwandelt sehen. Wir behaupten nur, dass die Gastraealehre durch die Mannigfaltigkeit gastraler Entwickelung bei offensichtlich nahe stehenden Formen nicht bestätigt wird, sondern zu Boden fällt. Es möge nur an die intracelluläre Verdauung bei der Larve und die Ausbildung einer Darmcavität bei Imago von *Salinella* erinnert werden: sind deren Cytostom und Os, Cytopyg und Anus nicht analoge und homologe Gebilde zugleich? Man hat viel, namentlich früher, über uni- und multipolare Darmbildung gestritten; schliesst sich nun aber bei Hexapoden bipolare und multipolare Darmbildung einander nicht engstens an? J. Wagner (1) führt Invagination auf unipolare Ingression zurück; Gastrula ist nach ihm — und auch für uns — nur ein spezieller Fall, die Hauptsache liegt darin, dass sich das Blastomerenmaterial in zwei qualitativ unterschiedliche Sorten sondert. Wenn sich somit nach adaequaler Furchung eine embolische Gastrula bildet, so würde hier nur eine cenogenetisch herbeigeführte Verspätung im Sichtbarwerden qualitativer Unterschiede vorliegen: an der Einstülpung selbst liegt nichts. Es ist absolut unbegreiflich, warum die Embolie heute noch von so vielen Seiten als etwas prinzipielles behandelt wird, da man doch auf dem Gebiete embryologischer Untersuchungen so häufig die Erfahrung macht, dass ein und dasselbe Organ je nach „lokalen" Vorbedingungen, ebenso wie der Darm, der ja ebenso gut ein differenziertes Organ ist wie jedes andere, auf diese oder jene, bei der Darmbildung vorkommende Weise gebildet werden kann! Das Nervensystem sondert sich z. B. bei den meisten Arthropoden vom Epithelialverbande des Ektoderms durch Delamination ab; bei Skorpioniden bildet es sich indessen durch Invagination, und wird noch nachträglich von ektodermalen Elementen umwachsen. Ich glaube, dass ein einziger derartiger Fall — und es giebt ihrer viele — genügt, um die ganze Lehre Haeckels, samt Anhang, zu widerlegen. Denselben Wert, wie im genannten Falle die Divergenz in der Organogenie verwandter Formen, besitzt gastrale Convergenz in der Entwickelung heterogenster Formen. Vergleicht man die Gastrulastadien von *Amphioxus* und *Phoronis*, so würde man in Versuchung kommen, die Keime als zu einer einheitlichen systematischen Gruppe gehörig zu erklären. Molluskenkeime hingegen, wie *Dentalium*, *Chiton*, *Patella*, *Aplysia*, *Physa* oder *Teredo* weisen ausserordentliche morphologische Differenzen auf, obschon bei ihnen die Darmbildung von Invaginationsprozessen begleitet wird. Diese Invaginationsprozesse haben jedoch bei jeder der genannten Formen einen besonderen Charakter. Bei *Aplysia* z. B. enthält eine einschichtige ektodermale Halbsphäre zwei gewaltige Dotterkugeln und an einer Seite neben denselben eine entodermale Epithelschicht, die am äusseren Rande mit dem Ektoblast zusammenhängt; das Gastrocoel wäre zwischen der Entoblastlamelle und den Dotterkugeln zu suchen und morphologisch würde uns dieser Keim den merkwürdigen Fall einer durch Epibolie entstehenden embolischen Gastrula illustrieren. Bei *Teredo* geht Invagination vor sich, sie betrifft aber lediglich ektodermale Zellen, die trotz dem Eingestülptwerden ektodermal bleiben; der Entoblast persistiert in Form einer runden, ungefurchten Dotterkugel, welche die Mitte des Keimes einnimmt. Erst nachher umgiebt sie sich mit kleinen Zellen, die in Form eines einschichtigen Epithels die Wand des künftigen Darmes zu bilden haben. Morphologisch und morphogenetisch sind somit die Darmanlagen von *Aplysia*, *Teredo*, *Physa*, nicht im Sinne der Homologie vergleichbar; sie sind es indessen physiologisch. Und wir gehen nicht zu weit, wenn wir sagen, dass die Dotterelemente z. B. der Insekten und mancher Dendrocoelen einander entwickelungsgeschichtlich entsprechen. Ebenso ist die erste organologische Anlage bei *Astacus* und *Leander*, ihre sogenannte Gastraleinstülpung, gar nicht monotypisch: die Pseudo-Invagination bei *Leander* und die pseudogastrale Epibolie bei Polycladen stehen sich morphogenetisch ziemlich nahe. Die Prostomialgegend bei Chaetognathen und bei Leptocardiern sind total verschiedene Bildungen, trotz der morphologischen Ähnlichkeit der

Keime; monotypisch ist der Blastoporus der Leptocardier und der Tunicaten, namentlich in Bezug auf sein späteres Schicksal, obwohl die Keime dieser Tiere so gut morphologisch als physiologisch geradezu diametrale Gegensätze darstellen. Begrifflich lässt sich eben vieles durch einen gemeinsamen Nenner ausdrücken. Diesbezügliche Verwendbarkeit kommt auch dem Gastrulabegriffe zu; sein phylogenetisch betrachteter Ordnungswert ist nichtsdestoweniger gleich Null.

Wenn ich sage, der embolische Entwickelungsmodus sei durch Vergrösserung der Dottergift des Keimes unterdrückt worden, so wird mir diese Hypostasie des Geschehens zu keinem Vorteil ausschlagen, insofern sie mir nicht erklärt, warum und woher nach sekundärem Schwund jener störenden Gift eine Morula am Anfange der Ontogenese zur Ausbildung gelangt. Wo bleiben die mechanischen Erklärungsprinzipien zurück? Bei Apterygoten bleibt nach Verbrauch des massiven in den Entoblastzellen abgelagerten Deutoplasma eine einfache Epithelwand als Mitteldarm zurück.

Der Metazoenkörper lässt sich weder in seinem Bau noch seiner Entwickelung nach auf die Grundform der Gastrula zurückführen. Zu diesem Ergebnis sind wir nicht — oder wenigstens nicht hauptsächlich — durch theoretische Erwägungen und Begriffsanalyse, sondern auf Grund morphogenetischer Untersuchung und Vergleichung gekommen; unsere Methode war die der Gastraealehre selbst. Ihre Unzulänglichkeit und ihr methodologischer Unwert zeigt sich übrigens in besonders grellem Licht in der vollständigen Erfolglosigkeit phylogenetischer Forschung überhaupt. Wenn man irgend ein modernes zoologisches Compendium aufschlägt, um sich über phylogenetische Probleme zu orientieren, findet man ein bescheidenes Häuflein von Vermutungen und, je neueren Datums das Werk ist, um so sicherer enthält es das Zugeständnis thatsächlicher Unwissenheit.

Die Prinzipien aller jener Hypothesen, wie der Haeckels, Claus', Bütschlis oder Ray Lankesters, die wir in der Rubrik einer „morphologischen Phylogenie" zusammenfassen können, sind von entwickelungsgeschichtlichen Entdeckungen neuerer Zeit schon längst überflügelt worden. Die Gastraeahypothese ist — wie auch die anderen — zweifelsohne als Induktionsschluss entstanden. Der betreffende Schluss wurde zu einer Zeit gezogen, wo die Thatsachen der Entwickelung erst in geringer Zahl bekannt waren. Je spärlicher die Thatsachen irgend eines Wissensgebietes sind, desto leichter lässt sich induktiv ein allgemeiner Gedanke konstruieren, der die bekannt gewordenen Fälle samt den Lücken im Wissen zu erklären hat. Je vielseitiger sich unsere Kenntnisse mit dem Fortschritte der Forschung gestalten — unter Forschung verstehe ich hier direkte Beobachtung des morphogenetischen Naturgeschehens — desto weniger adaequat erscheint der induzierte Gedanke, desto schwieriger und weniger exakt wird die Erklärung. Ich sage nicht wie Driesch: „die Sache mit der Gastraea ist unmöglich ernst zu nehmen". Sondern ich will damit sagen: Im Zunehmen der Kenntnisse leben sich die Hypothesen aus. Je rascher und vielseitiger die Beobachtung uns die Thatsachen des Naturgeschehens erschliesst, um so rascher überleben sich die Werke des Gedankens. Jede Theorie wird, infolge immer grösserer Einschränkung ihres Geltungsbereiches, d. i. des Gebietes ihrer Anwendbarkeit, zur Hypothese, jede Hypothese zur Fiktion. Selbst das, was seiner Zeit thatsächlich gross war und ergänzend wirkte, wird mit der Zeit nichtig. Es müssen neue Hypothesen und neue Theorien konstruiert werden; und weil sie, als Induktionsschlüsse, gewissermassen Resultanten des jeweiligen Wissensgebietes sind, so müssen sie Hand in Hand mit den Fortschritten der Beobachtung Umwandlungen erfahren. Auf dem gegenwärtig errungenen Wissensstadium hat die Hypothese Haeckels ähnlichen Unwert, als wie wenn jemand die Tiere nach dem mehr kugeligen oder oblongen Typus ihrer Gestalt sichten und zusammenfassen wollte. Es wäre daher an der Zeit, die Lehre vom gastraealen Ursprung der Tiere einer gründlichen Umwandlung zu unterziehen.

Nicht derjenige vernichtet das Werk seiner Gedankenarbeit, der es selber fallen lässt, widerlegt und umformt, sondern der „Überzeugungstreue". Haeckel, der so sehr überzeugungstreu ist, dass er

sich zu dem in Anbetracht der angewandten Mühe grausamen Irrtum hinreissen liess, seine „Systematische Phylogenie“ zu schreiben, hat offenbar ein eigenes, altes Wort (2, S. XXIII) vergessen, dass er nichts Fertiges, sondern Werdendes (1866!) bieten will und dass nicht Selbstüberhebung, sondern stets unumwundene Wahrheit den Fortschritt der Wissenschaft fördern kann.

Jedes Sein wird nur durch sein Werden erkannt. Sicherlich. Aber die Sache mit der Gastraea ist nicht das Werden selbst, sondern sie ist ein Leitgedanke, der in das Werden hineininterpretiert wurde: wie wir uns überzeugt haben, ohne methodologischen Wert und ohne Erfolg.

Dass wir dabei unparteiisch vorgegangen sind, dies beweist schon die eine Thatsache, dass unser Urteil über die der Haeckelschen angeblich entgegengesetzte Blastaeahypothese von Claus ebenso ausgefallen ist. Wie einst die Typenlehre Cuviers und die Lehre Baers waren, und tüchtig waren, und neueren Gedanken weichen mussten, ebenso muss heute auch die Gastraealehre weichen und durch Exakteres ersetzt werden. Wir möchten nicht einer geistlosen Kurzsichtigkeit geziehen werden. Es ist nicht Mangel an zusammenfassender Einsicht, der uns hindert, die Entwickelungsmannigfaltigkeit im gastraealen Schema einheitlich zu begreifen. Wir haben auch nicht absichtlich Fälle ausgesucht, die in das Schema ausnahmsweise nicht passen. Wir haben vielmehr das ganze Gebiet unserer Wissenschaft vergeblich durchsucht, um einen Fall zu finden, der uns die Richtigkeit des Schemas erweisen würde. Wir anerkennen auch kombinatorische Kunstbegriffe, aber nur unter der Bedingung, dass sie leistungsfähig sind. Phrasen und Tautologien haben nicht die Macht, über ein zerklüftetes Thatsachengebiet, von Extrem zu Extrem, Brücken zu schlagen.

Wenn ich an Stelle der Gastraealehre meine Gegenlehre auf das Prinzip der Schizocoelie oder der Epibolie stützen würde, so wäre ich im Stande, ebenso ungezwungen, wie Haeckel auf Embolie, alle ontogenetischen Erscheinungen auf den herausgegriffenen Typus als gemeinsamen Ursprung zurückzuführen. Mit dem gleichen Rechte, wie es mit der Doppelglocke der Gastraea gemacht wurde, könnte man, an *Salinella* anknüpfend, eine „Walzentheorie“ aufstellen: jedes Tier sei ursprünglich eine Epithelwalze mit zwei Öffnungen, wie *Salinella*; durch Delamination würden weitere Walzen in der ersten entstehen; je mehr ineinander geschobener Walzen ein Organismus aufweist, desto jünger und vollkommener ist seine Art. Die zuerst abgespaltene Walze würde stets das Entoderm liefern und die älteste sein von allen. Entwickelungsstadien, bei denen die Anlage des Darmes und der Organe durch Einstülpung, Furchung u. s. w. entsteht, wären durch Cenogenese herangezüchtet worden, und der Phylogenetiker hätte Recht. Ebenso wäre eine Theorie konzentrischer Hohlkugeln etc. möglich. In der Möglichkeit, Gleichwertigkeit und Gleichberechtigung solcher Hypothesen liegt implicite noch kein Vorwurf gegen die eine von ihnen. Es wäre vielleicht nützlich, alle solche Annahmen oder möglichst viele zu entwickeln und gegeneinander aufziehen zu lassen. Jede würde einen Bruchteil des positiven Nutzens enthalten, ebenso wie die Lehre von der Gastraea einstmals nützlich war, obgleich sie die ganze vergleichende Wissenschaft auf ein falsches Geleise gebracht hat, so dass das meiste davon, was in der Entwickelungsgeschichte in ihrem Banne geschaffen wurde, von Grund aus umgebaut werden muss.*) Nur höchst vereinzelte Thatsachen könnte man in ihren Rahmen in eindeutiger Wechselbeziehung eingliedern. Geschichtlich besitzt die Gastraealehre ihre Verdienste, die auch der sogenannten Keimplasmatheorie Weismanns nicht abzusprechen sind, wenn auch die Weismannsche Fassung des Vererbungsproblemes ihre Rolle ebenfalls schon längst ausgespielt hat. Wir urteilen auch nicht so streng, wie es einst Kleinenberg gethan, als er sagte, an der Lehre Haeckels sei nur das gut, was sie von Huxley genommen hat, alles originale aber schlecht. Was Ursprünglichkeit und Tiefe anbelangt, bleibt sie natürlich hinter dem Huxleyschen Gedanken weit zurück; beruhte sie doch der

*) Nicht ohne Interesse ist es, in populäre und kurze Lehrbücher und Repetitorien einen Blick zu werfen, um zu erfahren, wie die Vox populi die Errungenschaften der Gastraealehre behandelt und zum „Gemeingut der Wissenschaft“ macht; Beispiel: Michaelis (1).

Hauptsache nach auf glänzender Ausbeutung und weiterem Ausbau bereits gegebener Ideen. Es darf aber anderseits nicht vergessen werden, dass auch der Gedanke Huxleys, die beiden Körperepithelien der Coelenteraten mit den Keimschichten der Wirbeltiere zu vergleichen, auf einem Boden erwachsen ist, der durch C. F. Wolff und C. E. Baer in trefflicher Weise vorbereitet dalag. Der Hauptvorwurf, den Kleinenberg gegen die Gastraealehre erhoben hat, ist, der Begriff der Gastrula sei eben nichts weiter als ein Schema. Unsere Meinung ist es durchaus nicht, dass Schemen, besonders monotypische Schemen, der Wissenschaft schaden. Nur muss auch das Schema, wie jede Theorie, klar gefasst und zeitgemäss sein; je mehr und deutlicher es den Charakter einer blossen Vorstellung trägt, um so besser. Ein veraltetes Schema wird indessen zu einem unklaren Begriffe, zu einer vagen Vorstellung, die zu Fälschungen führt, wenn man ihr die Thatsachen anpassen will. Ein veraltetes Schema hat jedoch einen zweiten und wichtigeren Nachteil: denn eine Fälschung lässt sich zu jeder Zeit durch exakte Beobachtung korrigieren, dieses aber führt zu einer erkenntnistheoretischen Seichtigkeit, deren schädliche Folgen schwer gutzumachen sind und lange nachwirken; man hat sich ja wirklich daran gewöhnt, Palingenese und Cenogenese als Erklärungsprinzipien zu behandeln und zu glauben, in ihrem Wechselspiel sei die Erklärung gegeben. Wir haben im Vorstehenden bereits nachgewiesen, dass diesem zusammengekoppelten Prinzipienpaar alles lösbar ist; mit Hilfe ihrer zahlreichen Folgehypothesen, wie der Retorsion, der Heterochronie, der Heterotopie u. dgl. erklären sie jede morphogenetische Kombination, ähnlich wie die Weismannsche Vererbungstheorie jeden Fall von Vererbung oder Nichtvererbung „erklärt". Und wenn der Gastraeatheorie infolge dessen jede Beobachtung, jede Darstellung oder Auffassung morphogenetischer Prozesse in gleichem Masse gut ist, woran sollen wir uns dann hälten, um aus der gleichmässigen Menge die Goldkörnchen der Wahrheit herauszulesen? Da liegt eben der Grund, warum die Theorie unbrauchbar ist.

Haeckel irrte als er vor langen Jahren vorhersagte, zu seiner Theorie werde sich in späterer Zeit jeder Zoologe bekennen müssen, da ihm sonst nichts anderes übrig bleiben würde, als die Einzelthatsachen der Morphogenie „teleologisch (!) zu bewundern". Gegenwärtig ist Haeckel ein zu geübter Denker geworden, um nicht selbst zu gestehen,*) das Gesamtergebnis seiner Theorie trage „noch durchweg den Charakter subjektiven Geschichtsbildes". In Betreff der teleologischen Weltanschauung haben wir unsere eigenen Ansichten, die wir in diesen Studien nicht auseinanderzusetzen brauchen, da sie Gegenstand rein philosophischer, namentlich erkenntnistheoretischer Untersuchung sind. Was die Lehre und das biogenetische Grundgesetz, wie es aus den Gastrulationsvorgängen bei Metazoen herauszulesen ist, anbelangt, sind wir zu einem Urteile gelangt, welches nicht mehr Ansichtssache ist, sondern die Wahrheit selbst. Von der Gastrulahypothese bleibt eben nichts als das Wort „Gastrula" übrig, und dieses möge — wie Driesch (3. S. 174) vorschlägt — der Bequemlichkeit halber beibehalten werden.

— Eine negative Thatsache verringert die Zahl der möglichen Hypothesen und dadurch die Möglichkeit eines Irrtums in weiteren Forschungen.

*) Haeckel, 14, Vorrede zum ersten Teil. 1895.

Viertes Kapitel.

Zur Analyse des Keimblattbegriffes.

VIII. Abschnitt.

Zur Charakteristik der Primordialorgane.

Es ist unter Embryologen der irrtümliche Glaube verbreitet, dass die Lehre von der Homologie der Keimblätter mit der Gastraealehre steht und fällt. Dieser Glaube hat sich vielleicht deswegen verbreitet, weil Haeckel selbst hervorzuheben pflegt, der wesentliche Inhalt seiner Theorie beruhe auf der Annahme einer „wahren Homologie der primitiven Darmanlage und der beiden primären Keimblätter bei allen Tieren, mit Ausnahme der Protozoen."*) Dem ist nicht so. Diese beiden Lehren hängen nur genetisch zusammen, insofern die Gastraealehre als blosse Paraphrase des Gedankens von der Homologie der Schichten entstanden ist und insofern dieser Gedanke unter Rückwirkung des äusseren Erfolges jener Lehre nach und nach als die sog. Keimblättertheorie entwickelt wurde. Das wahre gegenseitige Verhältnis beider Theorien bringt es mit sich, dass trotz der Zurückweisung der Gastraealehre eine Homologie der Keimschichten weiterhin angenommen werden kann. Wahrscheinlich nicht umgekehrt; aber nur wahrscheinlich.

Im Nachstehenden wollen wir uns überzeugen, ob sich die Körperschichten wirklich homologisieren lassen. Die Zahl der Beweise für ihre Homologie ist mit der Zeit geradezu unabsehbar geworden. Diese Beweise hier anzuführen, hiesse so viel, als die Ergebnisse der zoologischen Forschung der nachdarwinschen Periode in ihrer Gesamtheit erörtern zu wollen. Es kann nicht unsere Aufgabe sein, ein derartiges, historisches Bild hier zu entfalten, zumal eine allgemeine Übersicht bereits von Balfour und neuerlich von Braem (1) gegeben wurde und es sich uns hier nur um die Richtigkeit des Leitgedankens handelt, dessen Anfänge, von Huxley abgesehen, auf Ray Lankester und Kowalewsky zurückgehen.

Es giebt vornehmlich zwei Körperschichten, die bei sämtlichen Metazoen auftreten und einander homolog sein sollen, das äussere Gewebe (Hautsinnesblatt) und das innere (Darmdrüsenblatt). Auf diese zwei wollen wir uns denn auch vorläufig beschränken. Ihre unvermeidliche Anwesenheit und ihre Giltigkeit wurde in formal zweifellos korrekter Weise von den Prinzipien des biogenetischen Grundgesetzes abgeleitet. Setzt man voraus, dass die Metazoen monophyletisch sind und dass sie morphogenetisch stets das Urstadium der *Blastaea* zu wiederholen haben, so muss man auch das Blastoderm, aus dem der junge Keim besteht, bei sämtlichen Gruppen für homolog erklären. Dasselbe ist überall homolog als das erste Organ des Keimes und das Primordialorgan der bewimperten *Blastaea* (vgl. Haeckel, 6,

*) Vgl. E. Ray Lankester, On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals, and on the origin of v. and l. systems. — Annals and Mag. of nat. hist. Vol. XI. 1873.

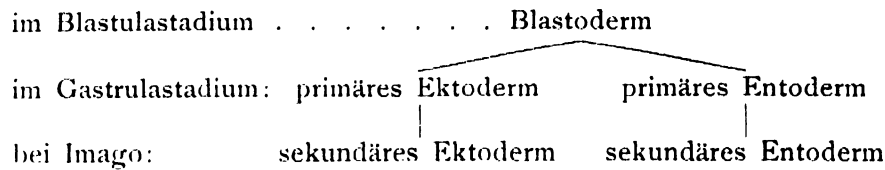
p. 195, 426 u. a. a. O.). Das nämliche gilt vom Stadium der *Gastraea*. Es kommen hier zwei Primordialorgane zur Differenzierung, zwei verschiedene Blastophylle, wie sie Haeckel (8) nennt: das Protegumentum und der Progaster*); zum letzteren gehörig, auch das Prostomum. Diese drei Begriffe, Urhaut, Urdarm und Urmund sind die Hauptpfeiler, auf die sich die vergleichende Forschung zu stützen pflegt. Im Speziellen ist die betreffende Nomenklatur etwas schwankend. Die Hertwigs nennen das äussere Epithel im Gastrulastadium Ektoblast, das innere Entoblast, als definitive Organe Ektoderm und Entoderm; Mečnikoff unterscheidet sie als Kino- und Phagocytoblast; A. Thomson nennt sie nach erfolgter Abgabe des Mesoderms Epi- und Hypoblast. Oft werden sie in der Gastrula als das primäre, nach erfolgter Sonderung von Organanlagen als das sekundäre Ekto-, beziehungsweise Entoderm bezeichnet. Hjort (2) betrachtet als Entoderm den eingestülpten Teil des Blastoderms; Lwoff (3, p. 44) thut dasselbe aber nicht deshalb, weil diese Partie eingestülpt wurde, sondern weil sie den Darm zu bilden hat. Jedenfalls sind es primordiale, heredive Organe und als solche besitzen sie ihre histologisch-morphologische und physiologische Charakteristik: das exodermale Epithel besitzt die Bedeutung des einfachsten Sinnesorganes — daher die Bezeichnung Remaks „Sinnesblatt" — das endodermale ist ein Verdauungsorgan. Beide sind dazu bestimmt, gewisse Sorten von stets spezialisierteren Organen, bis zu den imaginalen, ultimären, als Derivate zu liefern, weshalb sie als homologe „Keimblätter" aufzufassen sind; beide sind gleichwertige Derivate eines Vorkeimblattes, des Blastoderms. Als Epithelien erzeugen sie durch Abfaltung neue Epithelien, mit beschränkter Prospektivität, als einzelne Organanlagen. Nicht epitheliale Gebilde sind folglich cenogenetische Erscheinungen und, nach Haeckel, als adaptive Apothelien von Epithelien zu sondern. Als Keimblätter besitzen der Ekto- und Entoblast auch einen eminenten, ja, den obersten klassifikatorischen Wert, und zwar notwendigerweise nicht nur histogenetisch, organogenetisch und physiogenetisch für die Ontogenie, sondern auch für die Phylogenie.

Um den Gegenstand übersichtlicher zu machen und unseren Gedankengang klarer zu gestalten, sehen wir vorläufig von dem mittleren, dritten „Keimblatte", dem Mesoblast, ab. Obwohl allgemein anerkannt und angenommen — unter Lehrbüchern wird man vielleicht nur in Berghs Embryologie nach einer „Mesodermtheorie" vergeblich suchen — hat dieser Begriff jedoch nie den vollen Wert der ersteren zu erreichen vermocht. Seine Einheitlichkeit hat seit jeher unter dem histologisch und phylogenetisch üblichen Gegensatze von Mesenchym und epithelialem Mesoderm zu leiden gehabt. Es waren auch längst Fälle bekannt, dass ein ultimäres Organ nicht nur aus mesenchymalen und mesodermalen Elementen, sondern auch aus Derivaten eines anderen Keimblattes besteht, wie z. B. die Zähne, an deren Bildung sich ausser Mesenchym auch noch das äussere Keimblatt beteiligt. Die Frage nach der Homologie der Mesodermanlagen ist so verwickelt, dass sie eine besondere Behandlung verlangt. Die nachfolgende Erörterung bezieht sich nur auf das äussere und innere Keimblatt. Es ist zu entscheiden, erstens ob sie sich als primordiale Organe auffassen lassen, deren Funktion stets die nämliche ist, zweitens ob sie in ihrem Bau und in ihrer Struktur einen bei sämtlichen Metazoengruppen einheitlichen Charakter aufweisen, drittens ob ihr gegenseitiges Verhältnis, in Betreff ihrer Lage (morphologisch) und ihrer Entstehung (embryologisch), stets gleich bleibt, woraus sich als unmittelbare Schlussfolgerung auch die Homologie der von ihrer Natur abhängigen Körpergegenden, Räume und der Derivate derselben ergeben würde; beziehungsweise, ob die im Keime und bei der Imago der Metazoen auftretenden Organe, welche in der für die Primordialorgane postulierten Weise fungieren, auf eine im Sinne der Keimblätterlehre einheitliche Anlage zurückführbar sind.

---

*) Obwohl der Name „Progaster" schon im J. 1872 verwendet wurde, so ziehen wir doch den Ausdruck Ray Lankesters vom J. 1875 „Archenteron" vor, da er breiter gefasst ist und die Bestimmung des benannten Gebildes keineswegs auf die Funktion eines Darmes beschränkt.

Im Sinne der Keimblätterlehre hat namentlich Haeckel (**14**, p. 215) histogenetische Entwickelungsbahnen angegeben, von denen die Tierontogenie nicht abweichen soll. Für Vertebraten z. B. bildet nach ihm den Ausgangspunkt *Amphioxus*; die Genealogie seiner Gewebe soll für alle höheren Klassen gelten:

im Blastulastadium	Blastoderm	
im Gastrulastadium:	primäres Ektoderm	primäres Entoderm
	|	|
bei Imago:	sekundäres Ektoderm	sekundäres Entoderm

und der zwischen den beiden, aus dem den Urmund umgebenden Properistomialfelde hervorsprossende Mesoblast. Sollten sich die oben angeführten Thesen bewahrheiten, dann würde auch das Haeckelsche Schema — seine Richtigkeit für den *Amphioxus* selbst vorausgesetzt — den Vertebratenkreis thatsächlich charakterisieren. Unsere Untersuchungen über den Gastrulationsprozess haben uns genügend vorbereitet, die gestellten Fragen ohne allzugrosse Weitwendigkeit des Beweismateriales zu beantworten.

Um dem leicht möglichen Einwande, dass wir eine allgemeingiltige Norm durch Heranziehung von Ausnahmefällen beurteilen und verurteilen wollen, die Spitze abzubrechen, wollen wir der Reihe nach die Darmbildung und erste gewebliche Differenzierung bei den theoretisch wichtigsten Tierformen in aller Kürze durchnehmen, um auf diese einfachste Weise einen Überblick von entscheidender Bedeutung zu gewinnen. Vieles davon ist schon im vorigen Kapitel vorgebracht worden.

So haben wir wohl noch die charakteristischen Entwickelungsvorgänge bei Spongien in Erinnerung. Wie verhalten sich bei ihnen die beiden Primordialorgane? In dem bestbekannten Falle der *Sycandra* tritt nach der Blastula das Stadium einer seichten embolischen Gastrula auf, deren beide Keimblätter topisch, histologisch und — allem Anscheine nach auch funktionell den korrespondierenden Stadien bei vielen anderen Tieren ziemlich genau entsprechen. Bald aber verändert sich die Endogastrula in eine Exogastrula und nach erfolgter Um-Embolierung übernimmt das bewimperte, animale Primordialorgan die Rolle eines Entoblasts, das vegetative die eines Ektoblasts. Daher die von Delage für Spongien in Vorschlag gebrachte Bezeichnung: Enantiodermata; daher auch der andere von Delage gemachte Vorschlag, die Keimblätter im Blastulastadium nicht nach ihrer Lage, sondern nach ihrer histologischen Beschaffenheit zu bestimmen; wir wissen aber, dass man seit Geoffroy de St. Hilaire auch das Umgekehrte zu sagen pflegt und für die Homologie der Organe ihre Lage und nicht ihren relativen Bau als entscheidend erklärt. Wir glauben aber, dass keiner von den beiden Standpunkten geeignet ist, uns zu der angestrebten Homologisierung zu verhelfen. Die Lageverhältnisse sind es sicherlich nicht, die uns eine solche ermöglichen würden. Bei *Sycandra* und *Oscarella*, bei Asconen und bei *Ephydatia* ist bekanntlich die Lage der Gewebsanlagen sehr verschieden; es kann auch keinem Zweifel unterliegen, dass eine massive Blastomerengruppe, die von einem Keimepithel epibolisch bedeckt wird oder gar lose, vielfach amöboide Zellen, die aus einem bewimperten Blastoderm in das Blastocoel hineinwandern, niemals für das äussere Primordialorgan bei ihren hypothetischen Ascendenten und indirekten Descendenten gehalten werden können! Histologisch liesse sich das künftige Ektoderm eines *Ascon* oder eines Süsswasserschwammes noch weniger als solches definieren. Vor allem ist es kein Epithel. Aber auch kein einfaches Parenchym von der Bedeutung eines adaptiven, apothelialen Gebildes. Es sind einfach verschiedene durcheinandergemengte Zellsorten von verschiedenartigem Aussehen und verschiedenartiger Bestimmung. Nicht nur die Lage, nicht nur der Bau, sondern auch die Prospektivität der Gewebsarten lässt sich bei den Poriferen mit den Postulaten der Theorie nicht in Einklang bringen. Selbst wenn man zugeben würde, was gar nicht zuzugeben ist, dass nämlich bei den „enantiodermen“ Poriferen die beiden Urorgane ihre Rolle einfach vertauschen, selbst dadurch würden wir die Sachlage

nicht retten. Wie neuere Untersuchungen ergaben, wird hier die Arbeitsteilung in wesentlich anderer und bei einzelnen Spongienarten durchaus nicht in der gleichen Weise durchgeführt. Oft ist die funktionelle Scheidung zwischen dem Ektoderm und dem künftigen sogenannten Mesoderm sehr früh vollzogen, amöboide skeletogene und künftige Deckzellen sind bereits im Parenchymulastadium deutlich gesondert; manchmal gelangen die anscheinend mesodermalen Zellen, nachdem sie ihre Rolle als Skeletoblasten ausgespielt haben, nachträglich an die Oberfläche des Schwammes und werden zum Hautepithel, wobei nicht zu vergessen ist, dass das in seiner ganzen Beschaffenheit durchaus primitive Deckepithel solcher Schwämme nach den landläufigen Begriffen der Phylogenie zum mindesten ein tertiär-adaptives Gebilde darstellen würde; manchmal findet aber das Entgegengesetzte statt und Zellen, die sich bereits zum imaginalen Ektoderm zusammengefügt haben, hören noch lange nicht auf, Spicula zu produzieren (*Ascetta*) oder behalten ihre Kontraktilität. Dem gemäss lassen sich auch die durch die Verbindungslinien der beiden angeblichen Urblätter vorgezeichneten Prostomialringe und die von denselben gebildeten Räume mit den Verhältnissen bei anderen Organismen nicht vergleichen. Der *Ephydatia*keim — um wenigstens ein Beispiel zu nennen — besitzt einen excentrisch gelegenen Hohlraum, der weder ein Blastocoel noch ein Gastrocoel ist und nach der Festsetzung der Larve verschwindet, worauf die definitiven Gastralräume und die Leibeshöhle aufs neue angelegt werden. Einzelne Forscher haben auch diesen Entwickelungsthatsachen Rechnung getragen, und z. B. in Anbetracht des Umstandes, dass beim Süsswasserschwamm drei Hauptzellarten des fertigen Tieres unter allmählicher Verarbeitung des Dotters fast gleichzeitig zur Ausbildung gelangen, so dass man nicht zu sagen vermag, diese Blastomere wäre dem Ektoblast, jene dem Mesoblast u. s. w. zuzuzählen, hält es Maas (1, p. 534) nicht für angezeigt, bei Spongien von „wirklichen Keimblättern" zu sprechen. Was sind aber „wirkliche Keimblätter"? Eine andere Bedeutung als die primordialer Organe können sie überhaupt nicht haben. Diese Organe weisen jedoch bei behandelter Tiergruppe, selbst wenn man sich über die Unmöglichkeit einer phylogenetischen Umkrempelung hinwegsetzen würde, Eigenschaften auf, zu deren Verständnis offenbar ganz andere Gesichtspunkte der Vergleichung nötig sind, als die von der Keimblätterlehre gebotenen.

Wenn wir zu der angeblich nächst höheren Coelenteratengruppe übergehen, so werden wir schon bei den primitivsten Hydrozoen Verhältnisse finden, die mit der postulierten Natur der Primordialorgane ebenfalls nicht vereinbar sind. Bei den niedersten Hydropolypen, bei Archhydren, werden vom Blastoderm der Blastula aus, ähnlich wie z. B. bei Asconen, multipolar lose Zellen in das Innere abgegeben, aus denen jedoch nicht die Hautschicht und das Mesoderm zu entstehen hat, sondern ausschliesslich das definitive Darmentoderm.*) Dass dieses Zellmaterial durch Delamination gebildet wird, ist bemerkenswert, wenn auch nicht entscheidend. Ebenso interessiert uns weniger, dass der Entoblast das ganze Blastocoel erfüllt und dass es weder bei *Hydra* noch bei *Tubularia* ein Morulastadium giebt, wie das sterrogastrale Stadium von einigen Autoren irrtümlich ausgelegt wurde. Wichtig ist die Prospektivität und Funktion des äusseren Keimorganes. Nach aussen hin liefert es eine derbe Chitinschale und eine innere Keimhülle, wobei es kontinuierlich in die Schicht des definitiven Ektoderms übergeht. Der Ektoblast ist bei solchen Formen gewissermassen skelettbildend, das Produkt ist jedoch vergänglich und dient nur während des embryonalen Lebens. Während der beschriebene Vorgang bei *Hydra* von Brauer (1, p. 194) festgestellt wurde und die Darstellung Kleinenbergs (1) nur insofern abweicht, als der Ektoblast nach Bildung der Chitinschale als definitives Ektoderm regeneriert wird, hat Korotneff (1) bei einer anderen Spezies (*Hydra aurantiaca*) die hochbedeutende Entdeckung gemacht, dass das äussere Primordialorgan ohne Rest in der Bildung der Schutzhüllen aufgeht und dass das Epithel, welches als imaginale Haut fungiert, vom inneren Zellenkomplex abstammt. Würde es sich nicht um

*) Vgl. A. Brauer (2), Conn (1), Hamann (1), Kleinenberg (1), Tichomiroff (1) und Wilson (1); ansonst noch Claus (1).

eine Theorie wie die Keimblätterlehre handeln, von deren Prinzipien der ganze gedankliche Apparat der neueren Zoologie durchsetzt wird, so dass man verlernt hat, nach anderen Werten zu denken, so würden wir die Frage nach ihrer Richtigkeit und Brauchbarkeit mit dieser einen entwickelungsgeschichtlichen Thatsache als erledigt erachten; es könne durch die Kategorien der Keimblättertheorie unmöglich das Wichtige und Richtige, das für die Morphogenie Wesentliche hervorgehoben sein, wenn wir bei zwei so innig verwandten Organismen, wie zwei Arten des Süsswasserpolypen es sind, einen so tief einschneidenden Unterschied finden und festhalten müssen. Es möge sich ein Phylogenetiker unserer Zeit die Kategorien der Keimblätter wegdenken, sich vorstellen, er habe von jener Lehre nie etwas erfahren; würde er, wenn er die, was die thatsächlichen Vorgänge und Bilder anbelangt, sehr ähnliche Entwickelungsgeschichte der beiden *Hydra*arten studieren würde, sagen können, hier liege ein prinzipieller Unterschied vor?

Es fällt denn auch — und zwar mit allem Recht — niemandem ein, zwischen der Gastralhöhle eines Hydropolypen und eines Scyphopolypen irgend welchen Gegensatz zu statuieren. Und doch, bei konsequentem Festhalten an morphologischen Kriterien liesse es sich nicht leugnen, dass die Darmhöhle, die in der Sterrogastrula von *Hydra* durch epitheliale Umordnung innerer Zellen zu Stande kommt, nicht dasselbe ist, wie das Gastrocoel des Anthozoenkeimes, wo die dotterhaltigen inneren Zellen allmählich verflüssigt und als Nahrung verarbeitet werden bis auf eine subektodermale Epithelschicht, die als definitive Darmwand persistiert. Selbst im Rahmen des Coelenteratenkreises würde man sich leicht überzeugen, dass die Entwickelung fast bei jeder Form bezüglich der Lage, Differenzierung und Bestimmung der Keimgewebe spezifische Eigentümlichkeiten aufzuweisen hat.

Ähnliche, wenn auch wieder anders modifizierte Verhältnisse machen sich in der Ontogenie der Plathelminthen bemerkbar. Ist die Embolie schon in der Gruppe der Darmtiere, deren imaginale Organisation schlagende Beweise für die Giltigkeit der Gastraeatheorie zu bieten scheint, eine seltene Erscheinung, so ist sie bei niederen Würmern überhaupt nicht zu finden. Wie man auch den Begriff der Primordialorgane präzisieren und die Entstehung der Gewebe bei diesen Tieren darstellen würde, nie wird man sie der Theorie zuordnen können.

Wenn von einer einzigen Polzelle aus Epibolie des Ektoblasts erfolgen kann, so ist es bei Trematoden der Fall. Auf diese Weise wird nämlich der Distomeenkeim von einem flachen Deckepithel umgeben. Ektoblast ist es indessen nicht, da es, wie bereits im 6. Abschnitt erwähnt wurde, nachher abgestossen wird. Dasselbe gilt von Cestoden. Nun aber liefert die Polzelle bei *Botriocephalus rugosus* eine zweite, innere Epithelialhülle, die sich ebenso wie die äussere bald in ein einschichtiges Syncytium verwandelt, von der ersteren jedoch durch ihre Wimperarmatur absticht. Beim Verlassen des Eies wird indessen auch diese Schicht abgestossen. Dies wäre jedenfalls noch nicht für eine unübersteigbare Schwierigkeit zu halten, wenn es bei sämtlichen Plathelminthen der Fall wäre. Man könnte nämlich sagen, jene erste und diese zweite Hülle wäre überhaupt kein Ektoblast; vielmehr sekundär erworbene Embryonalhüllen, deren Sinn bei so primitiven Wesen allerdings kaum zu erraten sein würde. Nun aber wird die Annahme hinfällig, sobald man andere Platwürmer berücksichtigt. Bei *Triaenophorus* wird der innere Zellmantel zum definitiven Ektoderm; es persistiert also und erweist sich als ein echtes Keimblatt genau derselbe Gewebsteil, der bei vielen Botriocephaliden und Distomeen verloren geht. Bei anderen Trematoden erfährt dieses Epithel eine apoplasmatische Umwandlung und wird zu einer ultimären Cuticula, deren Zellen unkenntlich werden; diese Cuticula vertritt die Stelle eines gewöhnlichen Ektoderms und ist der *Triaenophorus*haut homolog. Das darunter liegende Parenchym ist typischer Entoblast und zwar ein solcher, welcher mesodermale Organe, Muskelzellen und Gonaden zu liefern hat. Eine andere, nicht minder unüberwindliche Schwierigkeit bietet die bei einzelnen Formen beobachtete Abspaltung einer Epithelschicht, die an der Oberfläche der Entomerengruppe in späteren Entwickelungsstadien aufzutreten pflegt. Das differenzierte Epithel wäre ebenfalls einer Ektodermschicht

gleichzusetzen. Dann aber würde sich hier die Merkwürdigkeit ereignen, dass das Keimblatt, welches aus dem anderen durch Delamination entsteht, nicht das innere, sondern das äussere Primordialorgan sein würde, also gerade das Gegenteil davon, was für sämtliche Metazoen als Norm zu bezeichnen wäre.*)

Das syncytial degenerierende Aussenepithel mancher in einem früheren Kapitel ausführlich behandelten Mesozoen möge hier nur flüchtig erwähnt und die Schlussfolgerungen dem Leser selbst überlassen werden.

An Trematoden erinnern gewissermassen sowohl jene Nemertinen, welche das Stadium des typischen Pilidiums durchlaufen, als die mit der Desorschen Larve (Taf. VI, Fig. 16, 17). Bei den ersteren werden zwei Epithelschichten, bei den letzteren bloss eine abgeworfen. Bei *Lineus lacteus* sind es das ganze Ektoderm des Pilidiums und der Amnionsack, bei *Lin. obscurus* bloss die gesamte Larvenhaut. Inbetreffs des definitiven Ektoderms ist sehr hervorzuheben (was wie so vieles andere von uns Erörterte kaum irgendwo bemerkt und betont wurde), dass nämlich das Entoderm bei Pilidien durch epitheliale Einstülpung — in Form von vier Hautsäckchen am Prostomialfelde — angelegt wird, bei der Desorschen Larve durch eine Art von Delamination abgespalten wird. Wenn nun bei zwei Schnurwürmern, die einer und derselben Gattung angehören, ein so eminenter Körperteil wie das Ektoderm auf so verschiedene Weise angelegt werden darf, so wird der Unvoreingenommene bei Beurteilung anderer Verhältnisse z. B. der Entstehungsweisen des Mesoderms aus Enteralsäckchen, aus subepithelialen Teloblasten u. s. w., wo man bekanntlich so unausgleichbare Gegensätze und decisive Vorkommnisse zu erkennen glaubt, aus diesem bescheidenen Beispiele wohl Nutzen zu ziehen verstehen. Um aber bei Nemertinen zu bleiben, müssen wir ferner bemerken, dass in beiden angeführten Fällen der abgestossene Gewebsteil auf nicht zu verkennende Weise aus einer regelrechten Amphiblastula seinen Ursprung nimmt und genau der ganzen oberen, animalen Hemisphäre derselben entspricht, folglich nichts anderes ist als das animale Primordialorgan. Diese Reflexion ist über die Köpfe der übrigen Leser hinweg an diejenigen gerichtet, die trotz allem mit unserer Argumentation bezüglich der provisorischen Epithelien bei Plathelminthen nicht einverstanden wären und die definitive Scheidung zwischen Ekto- und Entoblast auf einen späteren Zeitpunkt in der Entwickelung der Larven verschieben möchten! Bei den Schnurwürmern dürfte es nun nicht mehr anzuzweifeln sein, dass dem einen Primordialorgan das sonderbare Schicksal zu Teil wird, verloren zu gehen. Denn auch bei Schnurwürmern mit direkter Entwickelung wird nach Diecks Versicherung die bewimperte Larvalhaut nachträglich abgestreift. Zu beachten ist schliesslich nur der Umstand, dass das imaginale Hautepithel bei *Lineus obscurus* durch Delamination, bei *L. lacteus* durch Embolie aus dem abzustreifenden Larvalgewebe entsteht, während es bei gewissen Trematoden, wie erwähnt vom inneren Keimblatt abgespalten wird; für den Anhänger der Keimblätterlehre kein gering zu schätzender Unterschied.

Schwierigkeiten giebt es für jene Theorie auch bei anderen Klassen der Würmer, beziehungsweise der Vermidien. Um unsere Auseinandersetzung möglichst kurz zu fassen, wollen wir uns auf zwei Beispiele beschränken, Rotiferen und Chaetognathen.

Bei Rädertieren ist es jedenfalls auffallend, dass die Sonderung zwischen drei Keimblättern, Ekto-, Ento- und Mesoblast, sich der Hauptsache nach weit früher vollzieht, als die Ausbildung der beiden Primordialorgane. Die Mesomeren, die sich vom dotterhaltigen Entodermmaterial genügend abheben, nehmen die Lage des Urmundes ein, woraus es sich ergiebt, dass bei aufgehobenem Zusammenhange zwischen dem sich erst spät furchenden Entoblast und dem epibolierenden Ektoblast überhaupt kein Urmund vorhanden sein kann; ist er ja doch nichts anderes als der als Grenze zwischen den beiden

---

*) Vgl. noch insbesondere die Entwickelung von *Miracidium*.

Keimblättern vorbezeichnete Eingang in die Gastralhöhle, mag sie von vorne herein geöffnet sein — wie bei Anneliden und allen echten Gastrulastadien — oder vorläufig geschlossen bleiben. Hier ist davon keine Rede. Im späteren Stadium, wo der Embryo ventralwärts zusammengerollt erscheint, tritt eine bedeutende Verschiebung in der Lage der Mesomeren- und Entomerengruppe und es gelangt vom Ektoblast aus eine tiefe Einstülpung zur Entwickelung, welche den Vorderdarm (ektodermaler Natur) zu liefern hat. Das Mesoderm konzentriert sich in der Kopfgegend des späteren Wurmes, während der Entoblast noch immer nicht als das primordiale Darmorgan fungiert. Mit ihm, von der Mesomerengruppe weit entfernt, verbindet sich die Anlage der Gonaden.

Die Entwickelung von *Sagitta*, so verschieden sie in der Wirklichkeit von den früher behandelten Organismen sein mag, weist dennoch gewisse Berührungspunkte mit Rotatorien auf. Erstens wird bei ihr der Darm als funktionsfähiges Organ ziemlich spät zur Entwickelung gebracht; zweitens wird anfänglich auch in diesem Falle das Entoderm vom Ektoderm durch die Gesamtanlage des Mesoderms getrennt (Taf. VI, Fig. 15). Die Hauptsache liegt darin, dass das embolierte Primordialorgan kein Entoblast, sondern Mesoblast ist, obwohl es regelrecht eingestülpt erscheint und aus einer sehr typischen, vielleicht der eigentlichsten „Gastrula" im ganzen Bereiche der tierischen Entwickelung hervorgegangen ist. Der ganze eingestülpte Epithelsack differenziert sich bilateral zu Peritonealsäcken der definitiven Leibeshöhle. Am Grunde des vermeintlichen Darmes liegt die ebenfalls bilaterale Anlage des zwitterigen Keimepithels. Erst nachher kommt oberhalb der Propagationszellen teils durch reges epitheliales Wachstum, teils durch Faltungsprozesse, als eine unpaare, axial orientierte Ausstülpung des Mesoblastsackes, der Darm zur Entwickelung. Für *Sagitta* ist demnach die von anderen verwandten Formen, besonders von dem mit ihr nur zu oft vollkommen grundlos in Parallele gestellten *Amphioxus* verschiedene Nacheinanderfolge der Entwickelung der Hauptgewebe charakteristisch. Infolgedessen haben wir bei *Sagitta*, anstatt mit einer „Gastrula" (geschweige denn „Archigastrula"!), mit einer Coelomula zu thun, deren beide Primitivorgane dem Ekto- und Mesoblast entsprechen; die vermeintliche Urmundöffnung des jugendlichen Keimes ist gar keine Mundöffnung, der vermeintliche Urdarm gar kein Darm und seine Wände kein Entoderm. Alle diese Thatsachen würden weit weniger unangenehm klingen, wenn wir von den willkürlich eingetragenen Kategorien der Keimblätter absähen; alsdann würden wir in der Thatsache der dem Darme vorauseilenden Leibeshöhlenanlage durchaus nichts Befremdendes erblicken; vielmehr eine in verschiedenen Gruppen aus Gründen, die zu erforschen sind, wiederkehrende Erscheinung.

Überblickt man die ersten organogenetischen Vorgänge in dem grossen Kreise der Articulaten, so wird man namentlich in der Gruppe der Crustaceen und der Tracheaten sehr grosse Mannigfaltigkeit in der Anlage der Hauptorgane vorfinden und in dieser Mannigfaltigkeit so viele Parallelismen und verwandte Züge mit den bereits besprochenen Tierkreisen aufdecken, dass die Existenz von bedingenden Einflüssen, die den Verlauf der Entwickelung bei allen Formen bestimmen, geradezu evident wird. Diese fast unendlich variierende Mannigfaltigkeit bezieht sich auch hier sowohl auf das Zustandekommen der Keimblätter, auf ihre Selbständigkeit und gegenseitige Abgrenzung, als auf ihre prospektive Potenz und das Verlorengehen einer für ein Primitivorgan gehaltenen Gewebsanlage. Aus alledem ergeben sich offensichtliche Entwickelungsgesetze, die, unbekümmert um die Abstammung, hier Ähnlichkeiten verwischen, dort Gegensätze schaffen, zweifellos aber den Begriffen der homologisierenden Phylogenie nicht entsprechen und deutlich zeugen, dass der vergleichenden Morphologie auf Schritt und Tritt ungeheuere Missverständnisse und Fehlgriffe mit unterlaufen können.

Es zeigt uns vor allem die Entwickelung meroblastischer Eier, dass die Kategorien der Keimblätter und der Primordialorgane nicht reale Dinge, sondern hinzugedachte Begriffseinheiten sind. Beim Auswandern der membranlosen Blastomeren an die Oberfläche des Eies oder beim nachträglichen Einwandern eines Teiles derselben in verschiedenen Richtungen und zu verschiedenen Zwecken, zeigt es

sich, dass jede Blastomere wie eine selbständige Einheit agiert und dass die höheren morphologischen Einheiten, zu denen sie sich schliesslich zusammenordnen, weder ihrem begrifflichen Umfange (Prospektivität) noch ihrer Zahl nach einer heredivem Einschränkung unterworfen sind. Im allgemeinen können wir sagen, dass das entodermale Urorgan weder im Gebiete der Articulaten selbst noch im Vergleiche zu anderen Tierkreisen auf eine einheitliche Anlage zurückführbar ist. Aus den Prinzipien der Blätterlehre würde es sich unter anderem ergeben, dass nach dem Vorbilde der Plathelminthen, die meisten Insektenkörper nur aus einer Hälfte des Gastrulakeimes gebildet werden, und in diesem Sinne werden auch diese Verhältnisse interpretiert. In der einen Insektenordnung, bei Collembolen mit totaler und äqualer Furchung nimmt der Entoblastkern, eine Zellgruppe, die Mitte des Keimes ein und wird vom Ektoblast durch eine Dotterschicht abgegrenzt. Die Anlage gewinnt nach und nach an Lumen, ähnlich wie wir es bei vielen Coelenteraten sehen, und wird zum Mitteldarm. Die physiologische und organogenetische Bedeutung des Dotters entspricht hier jenem der Trematoden. Er wird aufgebraucht. Bei der nahe stehenden Gruppe der Tysanuren ändert sich die Rolle des Dotters. Bei *Campodea* schliessen sich sämtliche Dotterzellen zu einem Darmepithel zusammen und entsprechen infolgedessen in ihrer Gesamtheit dem definitiven Entoderm. Bei *Lepisma* wird der Darm multipolar angelegt und geht aus Bildungszentren hervor, die aus einzelnen nach Verbrauch ihres Deutoplasmas sich rege teilenden Dotterzellen entstehen; der übrige Teil wird verbraucht. Bei Myriopoden wird der Darm ebenfalls multipolar angelegt und auch bei ihnen bilden die künftigen Entomeren und die Nährzellen anfänglich eine einheitliche Anlage. Bei höheren Hexapoden entsteht der assimilierende Darm, wie bereits Kowalewski und Heider festgestellt haben, bipolar. Neuere Untersuchungen ergaben, dass er aus den ektodermalen Einstülpungen des Stomodaeums und Proctodaeums hervorwuchert, während das ganze Nährzellenmaterial, also das Primordialorgan anderer Insekten zu Grunde geht. Heymons, dem die Fortschritte in der Embryologie der Tracheaten grösstenteils zu verdanken sind, kommt nun in der That, in Anbetracht der entodermalen Prospektivität der Dotterzellen bei vielen niederen Insekten, zu der Überzeugung, dass die meisten Pterygogeneen ihren Entoblast verlieren und ektodermalen Darm besitzen (vgl. 5, p. 116). Dieses Ergebnis ist für die Keimblätterlehre verhängnisvoll, steht jedoch im Einklang mit dem, was wir z. B. bei manchen Asconen und Trematoden sehen; nur ist es dort das Entoderm, welches aus dem anderen Primordialorgane hervorgeht. Bezüglich der viel diskutierten ektodermalen Provenienz des Insektendarmes können wir übrigens die Bemerkung nicht unterdrücken, dass die Anhänger der morphologischen Homologienlehre, die bei Insekten unter grossen Schwierigkeiten nach Ausflüchten suchen, von latenten Entoblastherden und dgl. reden, sich das Spiel wesentlich erleichtern würden, wenn sie den Grund der darmbildenden Ektodermeinstülpung als Bildungscentren des Entoblasts auffassen würden; dadurch wären die Prinzipien gerettet und die Genese des inneren Blattes würde von der oft beobachteten multipolaren Einwanderung der Entomeren nur insofern abweichen, als die Einwanderung bipolar, im epithelialen Verbande und zu einem späteren Zeitpunkte vor sich geht.

Bei Crustaceen verläuft der Darmbildungsprozess auf sehr verschiedene Weise, obwohl man bekanntlich bestrebt war, auch hier alles auf das Schema der Gastrulation zurückzuführen. So wird z. B. die kleine Einstülpung auf der Keimscheibe des Flusskrebses als embolische Gastrulation beurteilt. Wenn die Wandung dieses Säckchens dem inneren Primordialorgane homolog sein soll, so erhebt sich die Frage, warum sie bei nächstverwandten Formen eine andere morphogenetische Bedeutung hat und warum sich die Ektodermvertiefung beim Keimstreif der Insekten so völlig anders verhält? Sind doch die Furchungsvorgänge bei niederen Insekten und niederen Crustaceen die gleichen und es würde kaum gelingen, zwischen der Furchung eines *Apus* und einer *Macrotoma* irgend welchen nennenswerten Unterschied ausfindig zu machen! Bei *Leander*, mit Mesoderm führenden „Urmundrändern“ verlieren die Entomeren nach Schluss des Blastoporus ihren epithelialen Charakter und begeben sich in das Innere des Keimes, kaum weniger unabhängig wie die Wanderzellen mancher Spongien, die in das

Innere anderer Blastomeren gelangen. Bei *Schizopoden* stammt das Darmepithel nach Bergh von der Zellplatte her, die als Bildungsstätte der Gonaden in Anspruch genommen wird. Nach J. Wagner sind lose hinzukommende Dotterzellen an der Bildung des Mesenterons und der Leberanhänge beteiligt. Bei Gammariden kommt die Entodermanlage nach Della Valle durch Delamination zu stande; ein dorsales Mesenterium, welches nach den Gebrüder Hertwig bei sämtlichen Arthropoden vorhanden sein soll und für die Einheitlichkeit der Organogenie sprechen dürfte, ist gar nicht vorhanden. Bei kleinen Entomostraken, wie bei Cladoceren, gehört das Entoderm hinwiederum der Oberfläche des Keimes an und erhält sich längere Zeit als ein leicht konkaves Scheibchen von hohen Zellen, welche tief in das Innere der Blastula hineinragen. Auch der Mesoblast ist zu jener Zeit als selbständige Anlage bereits gesondert.

Aber auch in Bezug auf den Ektoblast ist die Bestimmung der Epithelien nicht immer die gleiche. Als Beispiel möge die Bildung von Embryonalhäuten bei Insekten genügen (Taf. VI, Fig. 26). Während bei apterygogeneen Anamniern das gesamte Blastoderm in das definitive Ektoderm des Insektes übergeht, erheben sich bei anderen in der Umgebung der Mesodermalrinne Falten, welche den Keimstreif in eine doppelte Epithelschicht einhüllen und vor dem Ausschlüpfen der Larve involviert werden.

Man kann im allgemeinen sagen, dass je höher die Organisationsstufe einer Tiergruppe, desto grösser die Verwirrung in der Auffassung der Entwickelungsvorgänge, durch das Bestreben verursacht, dieselben einem unzulänglichen Schema anzupassen. Ihren Höhepunkt erreicht wohl die Meinungsverschiedenheit bei Wirbeltieren. Einerseits handelt es sich um einen Ausgleich zwischen der Organogenie des *Amphioxus* und der Vertebraten, anderseits um Ausdeutung des Furchungsprozesses bei meroblastischen Eiern als diskoidale Gastrulation. Ohne uns bei der ersten Frage länger aufzuhalten, zumal wir bereits ausführlich nachgewiesen haben, dass die Darmeinstülpung des *Amphioxus*keimes, als Anlagekomplex für so verschiedene Organe, wie die Rückensaite, der Darm, das Coelom, ja für die gesamten inneren Organe, keineswegs den Urtypus eines Primordialorganes darstellt, wie dies z. B. Samassa (4) annehmen möchte, wenden wir uns der Frage nach der Discogastrulation zu, um das Verhältnis der Primordialorgane der Vertebraten und sonstiger Tierkreise beurteilen zu können.

Wenn es überhaupt einen Sinn haben soll diskoidale Furchungsarten unter den Begriff der Gastrulation zu subsumieren, so muss an der von Haeckel eingeschlagenen Gedankenrichtung unbedingt festgehalten werden. Man stelle sich eine Invaginationsgastrula vor, die durch fortwährendes Zunehmen des Dottergehaltes in der vegetativen Eihälfte zunächst ihr Gastrocoel zum Schwunde gebracht hat, nach und nach aber zu dem extremen Stadium einer lange Zeit ungefurchten soliden Dotterzelle gelangt ist, welche von den Ektomeren epibolisch umwachsen wird. Hierbei werden alle für eine Archigastrula geltenden Bezeichnungen für eine solche deformierte „Gastrula" behalten; ich selbst halte dies für formal korrekt, weil es mit dem Hintergedanken geschieht, dass wenn man diese Sterro-, Discogastrula oder wie sie heissen mag, ihrer Dotterbürde entledigen würde, an den betreffenden Stellen wieder ein Gastrocoel, ein Blastocoel, ein Prostomum u. dgl. zum Vorschein kämen; die Lagebeziehung aller dieser Teile bleibt nämlich im wesentlichen in einem dotterreichen Keime erhalten. Wenn wir indessen der vergleichenden Arbeit der Morphogenetiker näher zusehen, kommen wir sofort ganz unlogischen Inkonsequenzen auf die Spur. Wir betrachten eine Discogastrula eines Vertebraten und eines Mollusken (*Sepia*). Was ist an ihnen Ektoblast, was Entoblast? Einfache Überlegung wird uns sagen, dass die Keimscheibe mit ihren Mikromeren dem Aussenepithel, das ungefurchte Ei, als eine einzige, riesige Makromere, dem Innenepithel einer Gastrula gleichzusetzen ist. Der Rand der ersteren bedeutet den Urmund des eurystomen Gebildes; wäre der Dotter weniger reich, dann hätte sich das Ei, dem die Keimscheibe aufsitzt, geteilt, ein Lumen erhalten und mit dem Rande des enger werdenden Urmundringes in regelrechter Weise zusammenhängen. Bei Cephalopoden heisst es nun, dass die Ektoblastscheibe am Rande einen Wall bekommt, mehrschichtig wird und dass die unteren Zellschichten allmählich

die ganze Scheibe unterminieren, wobei sie die mesodermalen Elemente und unmittelbar an der Oberfläche des ungefurchten Eidotters — der Entomere — ein Epithel liefern, worauf sich die beiden Anlagen auch nach aussen und unten an der Oberfläche des Eies verbreiten und von dem nachwachsenden Ektoblast überholt werden. Das dem Dotter anliegende Epithel wird nun mit einem unteren Keimblatt, mit Entoblast in Parallele gestellt. Mit welchem Rechte? Korschelt und Heider sprechen hier direkt von Invagination, die von der Ektodermkappe ausgeht und ein mehrschichtiges Mesentoderm liefert. Diese Auffassung ist durchaus falsch. Stellen wir uns vor, dass wir dem Keime seine Dotterbürde genommen und es ihm ermöglicht haben, die Gestalt der typischen Gastrula zurückzuerlangen. Wir würden alsdann bemerken, dass der Ektoblast am Urmundrande seinen Zusammenhang mit dem Archenteron gelockert und sich als einfache Falte zwischen den Entoblast und sich selbst, in das Blastocoel hineingeschoben hat, bis schliesslich die Leibeshöhle durch zwei innere Zelllamellen in drei Teile zerlegt erscheint. Dass ein solcher Prozess mit dem Wesen der Gastrulation nichts gemeinsames haben kann, ist klar. Es wäre übrigens hinzuzufügen, dass das vermeintliche Homologon eines Primordialorganes, das Dotterepithel nach V. Faussek (1) zu Grunde geht und der Mitteldarm aus einem Mesodermdivertikel entwickelt wird (Taf. VI, Fig. 27). Somit wären die Cephalopoden, wie die meisten pterygoten Insekten, entodermlose, lediglich aus Ekto- und Mesoderm gebaute Organismen. Nur Heymons schreckte vor dieser zwingenden Konsequenz nicht zurück. — Nicht erfreulicher verhält sich die Sache bei Wirbeltieren. Die Sichelrinne, die als umgebogene Falte des Keimscheibenepithels am hinteren Scheibenrande bei Selachiern entsteht, wird als Gastroporus bezeichnet und mit einer Invaginationsgastrulation homologisiert. Dabei wird ebenfalls vergessen, dass die (Invaginations-) Gastrula bereits da ist und dass die Falte gar nicht in ein Darmlumen, sondern in die Leibeshöhle des Keimes gelangt, dessen Prostomum in dem ganzen Scheibenrande — dem Lecithoporus Hatscheks, einschliesslich der abgehobenen und nach innen eingefalteten Stelle, gegeben ist. Ich selbst habe zu wenig *Acanthias*scheiben geschnitten, um endgiltig feststellen zu können, ob sich der Vorgang stets so, wie es Lwoff behauptet, vollzieht; die Bilder, die ich erhalten, standen jedenfalls mit den Längsschnitten von *Pristiurus*keimen, die in Lwoffs Hauptarbeit (4) zu finden sind, in gutem Einklang. Hätte er mit seiner „sekundären Einstülpung des Ektoderms" Recht (vgl. Taf. VI, Fig. 28, 29), dann wäre der Gastroporus kein Urmund, sondern ein ektodermaler *Canalis neurochordalis;* der Entoblast liegt ja doch unter der Sichelrinne. Noch weniger zutreffend ist die allgemein übliche Deutung bei Vögelkeimen, wo sich die Primitivrinne mit dem Gastroporus nicht am Rande, sondern mitten auf der Scheibe befindet. Man hat hier zu der logisch ganz unerlaubten Annahme gegriffen, dass die Keimscheibe sehr frühzeitig nach hinten (in der Gegend der sogen. Caudallappen) wächst und durch völlige Umwachsung seinen Zusammenhang mit dem Lecithoporus unterbindet; auf diese unbeweisbare Weise hat man auch in diesem Falle — unbekümmert um den völligen Mangel einer Lecithalraphe hinter der Sichelrinne — eine morphologische, an sich zweifellos unwichtige Erscheinung zu deuten versucht, die sich nicht anders als der Ausdruck einer phylogenetisch gefestigten, physiologischen Notwendigkeit begreifen lassen wird. So viel kann als gesichert gelten, dass die durch einwärts einliegende Ektodermfalte gebildete untere Keimschicht, die namentlich die Anlage der Chorda in sich enthält, eher den Charakter eines ektodermalen als entodermalen Gewebes trägt und zu der Darmbildung nur ganz lose Beziehungen haben kann. Auch das Mesoderm nimmt aus der unteren Gewebsplatte seinen Ursprung. Dadurch stimmt die Anlage des subektodermalen Keimgewebes bei Wirbeltieren und Cephalopoden gewissermassen überein, doch ist die Prospektivität desselben in beiden Fällen verschieden. Wie es zu erwarten ist, ist die Prospektivität jener Platte selbst bei Vertebraten nicht immer die gleiche. Nach Lwoff wird in der mehrschichtigen Keimscheibe der meisten meroblastischen Eier die Sonderung zwischen dem oberen und unteren Keimblatte vornehmlich dadurch bewerkstelligt, dass sich beim Hineinwachsen der besagten Falte das obere Epithel caudalwärts, das untere Zellmaterial dagegen nach

vorn zu verschieben hat, wodurch es zwischen der Ektodermplatte und der Chordaplatte zur Abspaltung kommen muss. Dadurch erklärt es sich auch, warum die lateral neben der Rückensaite liegenden Mesodermanlagen, zusammen mit der Platte cranialwärts vorwachsend, sich vorn am frühesten differenzieren. Chorda und Mesoderm wären Derivate des äusseren Keimblattes. Lwoff stützt sich dabei auf die bei *Amphioxus* vorgefundenen und nicht ganz richtig aufgefassten Verhältnisse, und gerade sein sichtliches Bemühen, bei sämtlichen Wirbeltieren den nämlichen organogenetischen Typus zu finden, bildet den schwächsten und stark angreifbaren Punkt seiner interessanten Studien. Samassa hat den entscheidenden Versuch gemacht, die Abstammung der Chorda experimentell zu eruieren; nach Abtötung des vegetativen Keimteiles beim Froschembryo ist die Bildung des Embryos verhindert worden; jedoch nicht gänzlich, da z. B. eine Spur der Chorda dorsalis dennoch nachzuweisen war; sie dürfte folglich gemischten Ursprung haben. Damit stimmt die Angabe überein, dass das Ektoderm bei *Siredon* teilweise von den Makromeren geliefert wird. Dasselbe behauptet Lwoff von Selachiern, bei welchen keine scharfe Grenze zwischen der Dorsalplatte mit der Chorda und dem Ektoderm zu sehen ist; das letztere solle sich an der Chordabildung beteiligen, während die Chorda des *Amphioxus* reines Ektoderm darstellen soll.*) Die Untersuchungen A. Brauers (4) an Gymnophionen bestätigen der Hauptsache nach die Angaben Lwoffs; für ihn ist die ganze untere „Dorsalplatte", samt Chorda, Mesoderm, woraus folgt, dass am Rande der Sichel, nicht wie am gastralen Prostomum Ektoderm mit Entoderm, sondern mit dem Mesoderm (als seinem Derivat) zusammenhängt und in keiner Beziehung zum Entoderm steht, welches sich über den Dotter von vorn nach hinten als einschichtige Epithellamelle verbreitet. Nach anderen Autoren sind auch entodermale Zellen in der unteren Platte nachzuweisen. Der Schluss davon wäre, dass die junge Keimscheibe vor der Einfaltung aus Blastomeren zusammengesetzt sein dürfte, die noch keinem Keimblatte angehören, indem sie in ihren Derivaten an allen möglichen Keimblättern partizipieren können. Von den Keimblättern des Frosches sagt O. Schultze in verwandtem Sinne, dass sie „wie auf einen Schlag" entstehen. Dadurch sieht sich Samassa veranlasst, die teils animalen, teils vegetativen Furchungszellen des Frosches für Elemente zu halten, die mit den Keimblättern nicht homologisierbar sind. Die Entwickelung der Amphibien hält er auch keineswegs für Gastrulation. Wir möchten bei dieser Gelegenheit bemerken, dass die Invagination, die bei Anuren und z. B. bei Cyclostomen stattfindet, ein durchaus verschiedener Vorgang ist; bei diesen wird fast ausschliesslich das Ektoderm der animalen Keimhälfte in die Leibeshöhle eingestülpt, beim Frosch aber das Entoderm mit Dotter; es ist mithin selbstverständlich, dass der eingestülpte Sack in beiden Fällen aus verschiedenen Elementen zusammengesetzt ist und verschiedene morphogenetische Bedeutung hat.

Der Entoblast ist nur bei *Amphioxus* ein reines Invaginationsgebilde. Bei anderen Gruppen werden bei seiner Bildung teils Delamination (*Siredon*), teils epibolische Prozesse ausgelöst. Bei den Säugern ist die Sache bis in die neueste Zeit nicht endgiltig aufgeklärt worden. Jedenfalls besitzen sie keine Gastrulation; bei der Annahme einer solchen würde man einen ähnlichen Irrtum begehen wie bei dem Begriffe der Diskogatrulation, mit dem einzigen Unterschied, dass sich hier ein zweiter Entoblast in einen früheren einstülpen würde (Taf. VI, Fig. 33). Entodermale Keimlager sind bei Wirbeltieren in wechselnder Weise verteilt. Bei Selachiern und Teleostiern soll das gesamte Entoblast vom Dotter („Periblastkerne") geliefert werden und wäre prospektiv dem Nährdotter bei Apterygogeneen „homolog". Bei Amphibien stammt er grösstenteils vom Dotter her, teilweise gehört er jedoch den Ekto- beziehunsgweise den Mesomeren an. Bei anderen meroblastischen Eiern soll er wenigstens nach Lwoff an der Oberfläche des Dotters differenziert werden;**) derselbe Autor (3) hebt auch hervor, dass

*) Die Verbindung der Chorda mit dem Darmentoderm wäre folglich eine sekundäre Erscheinung.

**) Vgl. die verdienstlichen Abhandlungen von C. Koller, 1, 2 und die denselben entnommene Skizze Taf. VI, Fig. 30, die — wie die beiden vorhergehenden — einen mit dem Kopfende nach oben orientierten Medianschnitt darstellt. Am hinteren Ende sieht man im Durch-

man einen Teil des Ektoblasts bei Amnioten für den palingenetischen Entoblast zu halten pflegt, um dem postulierten Gastrulastadium Rechnung zu tragen, das echte darmbildende Entoderm hingegen als Paraderm oder cenogenetisches Entoderm beschreibt.

Bei der Entwickelung der Wirbeltiere wiederholt sich dasselbe Schauspiel wie bei allen tierischen Organismen, die sich — im Gegensatze zur Pflanze — im Inneren komplizieren. Die Anlage der inneren Organe kann nicht anders vor sich gehen als durch Einstülpungsfalten der Keimesepithelien, durch lokale Zelldifferenzierungen und Delaminationen. Das Resultat dieser Vorgänge ist immer das nämliche, der angestammte Vertebratentypus; der Verlauf der Entwickelung richtet sich aber im einzelnen, in der Reihenfolge der Organbildung etc. nach den spezifischen, morphologischen und physiologischen, durch Vererbung gefestigten Eigenschaften und Bedürfnissen jeder einzelnen Form. Es herrscht darin selbstredend ein unerschütterliches Gesetz, eine Regelmässigkeit des biologischen Geschehens, welche das Furchungsmaterial je nach den Bedingungen der Entwickelung und den Prämissen seiner Vorgeschichte zur Mannigfaltigkeit zwingt; aber nicht das „biogenetische" Gesetz, welches mit homologen Primordialorganen spielt und den werdenden Amnioten zuerst in einen Fisch, dann in eine Amphibie verwandelt, und alles lebende in den Irrkreis seiner Vergangenheit bannt. Ausser Oppel hat namentlich die Bestimmung der sogenannten Heterochronien in der Entwickelung der Säugetiere seitens Keibel zur richtigen Beurteilung der Haeckelschen Biogenese das meiste beigetragen.

Wir haben bereits im vorhergehenden unser Augenmerk auf die organogenetische Bestimmung der Primordialorgane gerichtet, weil gerade in der prospektiven Potenz, wie wir erkannt haben, die wichtigsten Funktionen eines Primordialorganes gegeben sind. Unterschiede in der Prospektivität würden denn auch die betreffenden Gewebspartien am ehesten als einheitliche embryologische Werte abgrenzen. Es handelt sich einerseits um ultimäre Organe somatischer Natur, anderseits um die Lokalisierung der Propagationsgewebe, sei es echter Keimzellen, sei es knospungsfähiger Epithelien.

Bezüglich der ersten Frage brauchen wir uns einfach auf früher Gesagtes zu berufen. Von den tiefststehenden Metazoen gehören die Trichoplaciden in die Reihe der Tiere mit entwickelten Primordialorganen, da bei ihnen die wichtigsten Lebensfunktionen kaum lokalisiert erscheinen: so die Bewegung und Empfindung. Bei Poriferen erinnern wir an die Skelettbildung, die — sonst vornehmlich eine Funktion innerer Gewebspartien — in den Zellen des bereits fertigen Deckepithels vor sich geht, wie z. B. bei *Sycandra*. Von besonderem Interesse sind Coelenteraten, namentlich Hydropolypen, diese stationär gewordenen „Gastrulae". Der Polyp besteht aus einem Hautsinnesblatt und einem Darmblatt. Wenn wir bei *Hydra* in den Ektomeren zu gleicher Zeit Myoblasten erkennen, so ist dies wenig zu verwundern, weil der Organismus kein mesodermales Gewebe entwickelt. Wesentlich anders ist es jedoch mit den Nerven; die sollten ausschliesslich dem äusseren Epithel angehören. Und doch seit den berühmten Untersuchungen O. und R. Hertwigs an Aktinien wissen wir, dass auch das als Verdauungsorgan thätige Entoderm Nervenfasern differenziert, woraus folgt, dass jene Epithelien für den Organismus eine andere Bedeutung haben als die „typisch" angelegten Keimblätter eines Gastrulastadiums höherer Tiere. Bei Acanthocephaliden werden die Nerven überhaupt nicht mehr vom Ektoderm geliefert. Wir wählen noch als Beispiel die Malpighischen Gefässe der Tracheaten, die bekannntlich vom Ektoderm geliefert werden und als Divertikel am Proktodaeum entstehen. Es giebt aber Insekten z. B. unter den Apiden, wo sie als Einstülpung der Abdominalhaut angelegt werden, sich

---

schnitt die in ein Mesodermlager eingesenkte Ektodermfalte, die mit der Darmbildung nichts zu schaffen hat. — Es möge hier nur gelegentlich erwähnt werden, dass Kopsch (5, vgl. auch 3) in einem theoretischen Aufsatze den „Blastoporus" der Wirbeltiere mit dem — After der Anneliden „homologisiert".

als Säckchen von der Hypodermis loslösen und nachträglich an ihrem anfänglich blinden Ende mit dem Ausführungsdarm verschmelzen. Das Beispiel ist instruktiv, weil es uns zeigt, dass das Unterscheiden eines primären Ektoblastes von einem sekundären Ektoderm ebenfalls nur künstliche Begriffe schafft; nach erfolgter Einstülpung des Proktodaeums pflegt man vom definitivem Entoderm zu sprechen, welches nichts weiter ist, als Hypodermis, Haut. Sobald es aber in geschlossenen Formengruppen im Bedarfsfalle auch noch Derivate des Darmes nachträglich liefern kann, so ist offenbar die Aktivierung der in den Keimblättern latenten Prospektivität nicht ein Ausdruck einer phylogenetischen Ausbildung der Organe, die in ihrer Nacheinanderfolge und Ordnung kaum leicht zu alterieren wäre, sondern, wie alles übrige, hängt sie von Spezialumständen und Spezialbedürfnissen ab. Ein weiterer Beleg hierfür wäre bei den Acarinen zu suchen, bei welchen anstatt der genannten Gefässe Coxaldrüsen als Ektodermaleinstülpung entstehen und die Rolle von Exkretionsorganen übernehmen (vgl. J. Wagner, 3, und Lomann). Bei Skorpionen entsteht das Exkretionsorgan in Form von Malpighischen Gefässen gar aus dem definitiven Entoderm, als Ausstülpungen des Mitteldarmes, die vom Proktodaeum weit entfernt sind. Bei so hoch stehenden und in ihrer Organisation so spezialisierten Tieren, dass sie (Tracheaten) — „deswegen“, wie Przibram sagt — selbst die Regenerationsfähigkeit einbüssen, reicht die Prospektivität der Organe dennoch aus, um spezifisch funktionierende Organe als Neuanschaffungen hervorzubringen. Man hat vorgeschlagen,*) insbesondere das Entoderm nur dann bei verschiedenen Organismen zu homologisieren, wenn das gesamte Blatt nur das Mesenteron liefert. Wie viele solcher Organismen würde man aber finden?

Was das Fortpflanzungsvermögen betrifft, so finden wir schon bei Coelenteraten grösste Mannigfaltigkeit. Es sind geradehin alle möglichen Fälle erschöpft. Denn die Propagationszellen entstehen entweder sehr früh, bevor von einer Sonderung der Keimblätter die Rede sein kann; oder entstehen sie aus dem Ektoderm, oder aus definitivem Entoderm oder aber aus beiden zugleich. Während Lang (1) und Weismann die Abstammung der Geschlechtszellen und die Knospung bei Coelenteraten auf das Ektoderm beschränken wollten, haben die neueren Untersuchungen Chuns die Unrichtigkeit dieser Annahme dargethan. Es hat sich sogar gezeigt, dass bei manchen Arten die Gonaden des ♂ im Entoderm, die des ♀ im Ektoderm zur Entwickelung gelangen. Es wurde ferner erwiesen, dass zwischen der Knospung und Gonadenbildung kein Zusammenhang besteht. Wie Chun (1) zutreffend ausführt, entbehrt die Hypothese der sogen. Sporogenesis Mečnikoffs, die Knospen seien auf eine einzige Keimzelle zurückzuführen, jeder Begründung. Wie wenig die Knospung an irgend ein Keimblatt gebunden ist und wie weite Grenzen ihr gezogen werden, zeigt sich am besten bei der Meduse *Rhatkea octopunctata* (Taf. VI, Fig. 5). Die abgebildete Tochterknospe besteht, wie bei *Hydra*, aus beiden Körperepithelien und der Gefässlamelle des Muttertieres. Wie nun ein Interradialschnitt zeigt, birgt diese Knospe eine neue Generation von Enkelknospen, die rein ektodermalen Ursprungs sind. Das Hilfsannahmen, wie der Gedanke Braems, das Ektoderm der *Rhatkea*, stellt ähnlich wie bei Bryozoen, kein Keimblatt (d. h. Primordialorgan), sondern ein indifferenziertes Epithel dar, nicht stichhaltig sind, vor allem aber an den Thatsachen gar nichts ändern, ist einleuchtend. Jede von den zahlreichen neuen Untersuchungen über die Knospung bereitet der fleissig verteidigten Keimblätterlehre neue Schwierigkeiten; besonders bei Bryozoen und Ascidien. Die Fähigkeit gastraler Knospung führt Seeliger (4, p. 595) bei den ersteren auf bi- und polygastrale Formen von Echinodermen zurück; bei Bryozoen soll sie gewissermassen systemisiert worden sein. Wir halten die Parallele mit den Stachelhäutern für überflüssig. Die Knospungsfähigkeit ist eine selbstverständliche Ureigenschaft der lebenden Materie, wie Empfindlichkeit und Kontraktilität. Sie bedeutet kein Problem. Ein Problem würde dann bestehen, wenn einem Gewebsteile diese Fähigkeit von Haus aus abgehen sollte. Ebenso

*) Samassa.

verhält es sich mit der Organogenie in den Knospen. Hjort und Bonnevie (1) haben neulich gefunden, dass das Aussenepithel in den Knospen von *Distaplia magna* nur das definitive Hautepithel, die innere, entodermale hingegen, unter anderem, das gesamte Nervensystem samt Derivaten liefert. Diese und ähnliche Ergebnisse haben schliesslich die Anhänger der Keimblättertheorie genötigt — wie jüngst C. Heider, um nur einen der bedeutendsten Forscher zu nennen — auf die Anwendung der Lehre an Knospenbildungen zu verzichten und auf „ursprüngliche" Morphogenien aus Eizellen zu beschränken. Als ob ein derartiger Verzicht erlaubt wäre und nicht den Verzicht auf die Lehre überhaupt in sich enthielte!

Man sollte wirklich neugierig sein zu erfahren, wie die Organanlagen in einem Metazoenkeime vertreten und gruppiert sein sollten, dass es hiesse, sie entsprächen nicht den Prinzipien des verteidigten Theorems; zumal man liest, dass sich eine *Musca* ganz „typisch" gastraeal entwickelt (Haeckel, Escherich). Wenn Empfindungsorgane ausgebildet werden sollen, so wäre es doch schwer möglich, ihre Anlagen in den Darm zu verlegen, oder ein höheres Tier mit Keim- und Verdauungsepithelien als Aussenschicht bedeckt sein lassen; sonst wäre es eben kein Tier, sondern Vertreter des Pflanzen- oder eines anderen Reiches. Jene Lehre müsste übrigens von ihrem Standpunkte aus alle die nicht wenigen Fälle, wo das Nervensystem vom Entoderm stammt, wo dasselbe mit ektodermalen Drüsen oder mit dem im ganzen Tierreiche sich wohl am einförmigsten bildenden Proktodaeum geschieht — wie nach Erlanger bei Tardigraden — oder gar wo das Tier thatsächlich seinen Darm nach aussen kehrt, wie die Asconen, als Beispiele krasser Anarchie anerkennen. Nichtsdestoweniger wird die Keimblätterhomologie in gastraealer Formulierung nach wie vor für ein erklärendes Prinzip gehalten. Eisig, dessen Urteil als Ausdruck der bedeutenden Mehrheit unsere besondere Beachtung verdient, sagt über Capitelliden (1), bei denen ein provisorischer Darm zur Anlage gelangt, sodann rückgebildet und der definite aufs neue angelegt wird, solche Entwickelungsvorgänge seien nur am Leitfaden der Gastraeatheorie zu verstehen; in wieweit, ist um so weniger erfindlich, als Eisig anderseits keinen prinzipiellen Gegensatz zwischen dem ektodermalen und dem entodermalen Ursprung eines Stomodaemus (z. B. bei *Allolobophora*) erblickt und damit zweifellos das Richtige trifft. Es bleibt für uns unerfindlich, wie man die Darmanlagen als Primordialorgane homologisieren kann, wenn sich der Urmund schliesst oder bei dieser Form dem definitiven Munde, bei jener der Analöffnung entspricht! Delage unterscheidet phylogenetische Adaptation von einer ontogenetischen*) und behauptet, Phylogenie schaffe Organe ohne Rücksicht auf Funktion, Ontogenie passe das von jener Gebildete einer entsprechenden Funktion an. Für uns steht es fest, dass, wie die *Gastraea* in der Phylogenie, ebensowenig der Urdarm in der Ontogenie die in das Thatsächliche hineininterpretierte Bedeutung besitzen kann. Ein phylogenetisch gezüchtetes, ontogenetisch rekapituliertes Archenteron soll bei der funktionellen Anpassung derartig adaptiert werden, dass der Mund obliteriert und ebendaselbst vom Ektoderm aus ein Proktodaeum entsteht, welches, wahrscheinlich mit Hilfe irgend eines Tropismus, dem nunmehrigen Mesenteron zustrebt. Der Vorgang wird nicht im mindesten erklärt. Was für Streiche müsste da die Ontogenie im Laufe der Vergangenheit eines solchen Organismus der Phylogenie gespielt haben! Wir lassen ein Beispiel folgen, Entwickelung von zwei Schnecken. Bei *Paludina* wird das Prostomum zum After, bei *Limax*, nach Meisenheimer (gegen Kofoid) zur Mundöffnung. Was für unversöhnliche Gegensätze würden da in der Entwickelung zweier nahe verwandten Organismen bestehen! Die vermeintlichen Gegensätze reduzieren sich indessen auf ein Minimum und werden belanglos, sobald wir die Einstülpungsöffnung des dotterhaltigen mit der Darmprospektivität ausgestatteten Säckchens nicht als ein hochbedeutendes phylogenetisches Primordialorgan, nicht als Prostomum aufzufassen lernen,

---

*) Worin ihm Driesch in neuester Zeit zu folgen scheint, wenigstens in der Hauptidee.

sondern einfach als das anerkennen was es für den Beobachter ist: die notwendige, bei sämtlichen In- und Exvaginationsprozessen in der Morphogenie wiederkehrende Verbindungsstelle zwischen dem differenzierteren Organ und jenem minder differenzierten Teile des Keimes, aus welchem es entspringt. Der Darm bleibt hierbei, nach Owens Definition, „im Wechsel der Form und Funktion" dasselbe Organ. Der Darm bleibt in unserer Auffassung trotz der Owenschen Definition ein verschiedenes Organ z. B. in jenen Fällen, wo es einerseits extracellulär anderseits intracellulär (choanoflagellate Entodermzellen etc.) verdaut, möge der vergleichende Phylogenetiker einen noch so strengen Parallelismus in der Morphogenie entdecken. Wir wissen aber auch, dass der tierische Organismus „totipotent" ist und beide Verdauungsarten in seinen Lebenscyklus einschalten kann, je nach den physiologischen und sonstigen Bedürfnissen der Entwickelung. Wenn wir lernen wollen, die Entwickelungsgeschichte der Tiere zu vergleichen, so müssen wir vorerst nach den Ursachen suchen, die es bewirken, dass wir in den morphogenetischen Einfaltungen und Zellwanderungen hier das eine, dort ein anderes System feststellen. Wir müssen zunächst die Zahl der Möglichkeiten zu verringern trachten. So lehrt uns die Erfahrung, dass es nicht die Lage ist, das gegenseitige Verhältnis, was die Zellen und Epithelien zu bestimmten Organen prädestiniert; auch der histologische Charakter nicht, weil der im Laufe der Entwickelung wechseln kann und gleiche Organe aus histologisch ungleichen Stoffen hervorgehen. Sie lehrt uns des weiteren, dass es müssig wäre dem einen oder dem anderen Entwickelungstypus im phylogenetischen Sinne einen Vorrang einräumen zu wollen. Haeckel räumte ihn dem Endothel ein (embolische *Gastrula*), Mečnikoff der losen Zelleinwanderung — wir schlagen hier den Ausdruck Entenchym vor *(Parenchymula)* Mečnikoff ging von Formen mit amöboiden Parenchym — wie die *Protospongia haeckelii* nach Saville Kent — aus und Kinoblast und Phagocytoblast sind seine Primordialorgane. Wie ist jedoch das Parenchym einer einfachen Spongienlarve, einer *Aplysina*, deren Bau wir bereits bei anderer Gelegenheit erörtert haben? Unter ihrem bewimperten Aussenepithel giebt es runde Zellen, Amöben, Zellen mit Lamprogranula, einer Gallert u. s. w., aber kein einheitliches Gewebe. Verwandt ist die Auffassung von Gurwitsch, der sich viel mit meroblastischen Eiern befasste und passive Nährdotterzellen neben aktiven Wanderzellen beobachtete; für ihn sind die letzteren primär: die Invagination ist ein sekundäres Moment. Wir haben aus der Analyse einzelner Ontogenien erkannt, dass hier eine Reihe von unendlichen Modifikationen und Übergängen, deren Verständnis nicht aus der Vergangenheit, sondern aus thätigem, formenden Leben zu holen ist. Warum gastruliert ein Froschdarm embolisch? weil er unter der Ektoblastkalotte liegt, oder weil die Invagination phyletisch den Vorrang hat und dem epibolierenden Ektoblast die Fähigkeit verleiht, das gewaltige Dottermaterial zu einem Gastralsacke einzustülpen? — — Wir wissen, dass das Zellmaterial, aus welchem der Darm des Tieres gebaut wird, kein selbständiges Primordialorgan, kein homologes Keimblatt, kein Entoderm im Sinne Braems ist, weil in jener unendlichen Reihe seine Prospektivität unendlich variiert. Ein Gastralsack, welcher vor der Sonderung des Mesoderms entstanden ist, und ein Gastralsack, welcher erst dann angelegt wird, als schon fertige Muscheln und mächtige Schallendrüsen (Lamellibranchiaten) da sind, sind in unseren Augen nicht ein und dasselbe. Wir wissen alle diese feineren Unterschiede gut zu würdigen und doch verschwinden für uns die schwerwiegenden Gegensätze, die im Sinne der Keimblätterhomologie die neuere, detaillierte Forschung an den Tag gebracht hat. In der Darmbildung der Hexapoden vermögen wir keinen besonders überraschenden Zug zu finden, wie ihn Heymons zumal in erster Zeit nach seinen trefflichen Untersuchungen hervorkehren zu müssen glaubte. Wie wir eine unendliche Reihe von Übergängen zwischen den sogen. primären und sekundären Keimblättern konstatiert haben, ebenso wenig bleiben für uns die Kategorien der Keimblätter selbst erhalten. Wir kennen keine Metazoen — mit der einzigen Ausnahme von *Salinella* — die ein Keimblatt verlieren würden und nur aus reinem Ektoderm samt Derivaten, wie manche Insekten, oder Entoderm, wie die *Hydra* Korotneffs und manche Plattwürmer, bestünden. Die vermeintlichen Gegensätze, in welche jene

Organismen dadurch im Vergleiche zu ihren Blutsverwandten treten, sind für uns vielleicht geringfügiger als so mancher Unterschied, der vom üblichen Standpunkte ganz übersehen wird, weil er von den Begriffen der Primordialorgane zufälligerweise gedeckt wird. Ein einziger Nachweis des Fehlens eines Keimblattes bei einer sonst nicht isolierten Form müsste indessen, wenn wir logisch urteilen wollen, die ganze Theorie über den Haufen werfen, und Eisig hat seine Worte sehr wenig durchdacht, wenn er sagt (1, p. 264), es störe ihn der Mangel eines Keimblattes bei diesem und jenem Tiere durchaus nicht. Was wird dann aus der Homologie? Wenn ich einer organisch chemischen Verbindung den Kohlenstoff entziehe, oder dem Wassermolekül ein Wasserstoffatom wegnehme, oder Eiweiss durch Eliminierung einer Atomgruppe zum Albuminoid mache, bleiben die verstümmelten Gebilde dasselbe, was die unversehrten sind? Mutatis mutandis gilt das für unseren Fall.

Wenn es Driesch (2) gelingt zu zeigen, wie die Gewebe des Keimes einander vertreten und wie nach operativer Entfernung der Mikromeren eine Gastrula resultiert, so interessiert uns dabei vor allem das Wechselspiel der Beziehungen der Teile zum Ganzen, der Correlation und der Prospektivität, das Wesen der Selbstregulation. Was sich da umprägt, umformt, verlagert, sind nicht die Einheiten, mit welchen die Keimblätterlehre operiert, sondern die lebenden, aktiven und anpassungsfähigen Blastomeren, Steinchen, welche das Mosaik eines Epithels zusammensetzen und im Bedarfsfalle ein neues Mosaik zu Stande zu bringen wissen. Wir vergessen nicht, dass der Organismus der Metazoen aus einer Association von Lebenseinheiten*) hervorgegangen ist und dass seine Entwickelung ein Problem der Arbeitsteilung ist.

Um es noch kürzer zu fassen und unseren Standpunkt rein formal zu präzisieren, können wir sagen: unsere nächstliegende Aufgabe ist nicht nach dem „womit“, sondern nach dem „wie“ zu fragen.

— Man will stets in Definitionen einzwängen, starr machen dasjenige, was seiner Natur nach keiner Einschränkung unterworfen ist, fortschreitet, lebt. — Es lässt sich, alles in allem, schwer begreifen, wie der Versuch gemacht werden konnte, nicht nur die Keimschichten, Ektoblast und Entoblast, sondern das Archenteron, das Gastrocoel an sich zu homologisieren! Und doch ist es wohl das erste Mal, dass gegen jene Auffassung in entschiedener Weise Protest erhoben wird!

IX. Abschnitt.

Das Mesoderm und seine Derivate.

Wenn auch nicht so allgemein wie die beiden besprochenen Keimblätter und der Urdarm, wird das mittlere Keimblatt und dessen Derivate, namentlich die Coelomsäckchen zumeist, und zwar von namhaftesten Forschern, für eine ebenfalls genetisch einheitliche Anlage gehalten, die vom primären Entoblast abstammen soll. Selbst solche Gruppen, wie die Anneliden, die echte Coelomaten sind, und Plathelminthen, werden miteinander in dieser Hinsicht verglichen, indem man dem Peritonealepithel jener dem Blasenepithel dieser gleichzustellen trachtet. Es werden auch immer noch Mesodermtheorien aufgestellt, die den Gedanken der Homologie entweder in Bezug auf die Metazoen überhaupt oder im Gebiete einzelner Gruppen zu begründen suchen. Über den phyletischen Ursprung des Mesoderms liegen die Ansichten, ähnlich wie beim Entoblast und Urdarm, im Widerstreit. Die einen, wie Mečnikoff,

*) Vgl. K. C. Schneider, 1, p. 741.

leiten es von primären Wanderzellen ab, die anderen von Epithelien, insbesondere vom Entoblast, entweder als Ausstülpungen des Darmes, wie O. und R. Hertwig, oder von einem einzigen Urzellenpaare, wie Rabl. Den schwierigsten Punkt bei derartigen, sämtliche Bilaterien betreffenden Theorien bildet der Vergleich des Mesoderms der Wirbeltiere mit sonstigen Evertebraten. Um der Sache näher zu treten, wollen wir auch hier zunächst die Entwickelung des *Amphioxus* in Betracht ziehen, da er dank mehreren Einzelheiten seiner Organisation, wie den marklosen Nerven oder dem ausgeprägt epithelialen Charakter des Muskelgewebes, von Wirbeltieren isoliert, gewissermassen eine Übergangsstufe zwischen diesen und den Wirbellosen darstellt und für theoretische Erörterungen von ähnlicher Wichtigkeit ist, wie die Dicyemiden für die Beurteilung der untersten Metazoenkreise, wie die Merostomen für gewisse Arthropodenklassen, wie *Nebalia* für Unterklassen oder Micropterygina für Ordnungen, *Simorhynchotus* für Familien und *Platypsillus* für Gattungen. Jedenfalls weicht *Amphioxus* anatomisch von den tiefst stehenden Wirbeltieren, den Cyclostomen bedeutend stärker ab als diese von den Gnathostomen, beziehungsweise Amphirrhinen.

Das Mesoderm anlangend, hält Rabl — im Gegensatze zu der Coelomtheorie der Gebrüder Hertwig — die für Chaetognathen charakteristische Entwickelungsweise des mittleren Keimblattes aus Darmdivertikeln für sekundär; primäre Entstehungsweise finde in den bei Zygoneuren verbreiteten Polzellen ihren Ausdruck und sei auch bei *Amphioxus*, bei welchem die Existenz von Polzellen irrtümlicherweise behauptet wurde,*) erhalten. Sekundäre Komplikationen dieser Verhältnisse, wie wir sie unter anderem bei den meisten Wirbeltieren beobachten, seien hauptsächlich dadurch hervorgerufen, dass die Elemente des Mesoderms bei den einen Formen früher, bei anderen später aus dem ursprünglichen epithelialen Verbande austreten. Diese Hypothese verhilft ihm zur Homologisierung des Mesoderms der Vertebraten mit *Amphioxus*, der sich am engsten an Wirbeltiere anschliesst. Die Auffassung des Mesoderms hängt nach Rabl von den Begriffen der Gastrulation und der Concrescenz ab. Die Sache wird klar, wenn wir die Sonderung des Vertebratenmesoderms in gastrales und peristomales im Auge behalten. Dieses entwickelt sich im Umkreise des Prostomiums und verändert trotz den thatsächlichen topischen Verschiebungen seine Lagebeziehung zum Urmundrande nicht. Es beobachtet dann die Richtung der Längsachse und mittelbar auch die des Darmes, weswegen man es auch Gastralmesoderm genannt hat. Nur dieser Teil des Mesoderms allein beteiligt sich an der Metamerie des Vertebratenrumpfes. Nach der Concrescenzhypothese entsteht somit das mittlere Keimblatt als eine primäre Einfaltung des Urmundrandes. Der Urmundtheorie O. Hertwigs wäre hinzuzufügen, dass das prostomiale Mesoderm der Ascidien nach Davidoff zum Teil auch von den Urzellen der Gonaden herstammt.

Hier setzt die Mesodermtheorie Rabls ein. Er hat vor langen Jahren die Entwickelungsgeschichte der Lamellibranchiaten studiert und in frühesten Entwickelungsphasen an seinen Objekten jene zwei unten liegenden Polzellen gefunden, die Urzellen A. Goettes, wie sie bei Trochophoratieren so oft wiederkehren und als eigentliche und, noch vor kurzem, ausschliessliche Bildungscentren des Mesoderms beansprucht werden. Die hervorragende, phylogenetische Rolle der Trochophoralarve, die auch bei Anneliden verwandte Verhältnisse zeigt und zu weittragenden Homologisierungen nach abwärts verleitet, hat die Aufmerksamkeit Rabls auf die „symmetrische Amphigastrula des *Amphioxus* mit excentrisch eingestülptem Archenteron" gelenkt und ihn veranlasst, die Homologisierung auch in aufsteigender Richtung durchzuführen.

An Diagrammen, die an Einfachheit und Übersichtlichkeit nichts zu wünschen lassen, versuchte Rabl (1, I, p. 61 ff.) den Hergang der durchgreifenden Modifizierungen, wie sie uns in den Anamnierordnungen und bei Amnioten entgegentreten zu illustrieren. Dabei hat er freilich eingesehen, dass der

*) Vgl. oben S. 68 und 71.

Keim des *Amphioxus* nicht geeignet ist, jenen Hergang unmittelbar verständlich zu machen, und erklärt die Sachlage bei Acraniern aus der Entwickelungsgeschichte höherer Tiere. Bei Selachiern findet man zu beiden Seiten der nach hinten zusammenwachsenden Lecithoporusraphe zwei paramedian verlaufende Streifen des gastralen (axialen) Mesoderms, die hinten in zwei divergierende, den bogenförmigen Rand der Keimscheibe (den sogen. offenen Lecithoporus) begleitende peristomale Streifen übergehen. Bei höheren Anamniern, bei Anuren, ist der Urmund nach Rabl deutlich erhalten und liegt als rundliche Öffnung am Hinterende der paramedianen gastralen Mesodermstreifen; peristomales Mesoderm nimmt hier begreiflicherweise einen kreisförmigen Verlauf um den engen Urmund herum und verbindet, als ein hufeisenförmiger, median liegender Streif die Hinterenden der Gastralstreifen mit einander. Das Diagramm für Amnioten unterscheidet sich infolge der abweichenden Gestalt des „Urmundes" von den Verhältnissen beim Frosch nur insofern, als die beiderseits gelagerten peristomalen Fortsätze der gastralen Streifen weder auseinanderlaufen noch sich am hinteren Ende der median verlaufenden fast vollständig geschlossenen Lecithoporusraphe vereinigen, sondern, der letzteren parallel, die longitudinale Richtung des vorderen Mesodermabschnittes einhalten und im Sinne der Längsachse des Keimes nach hinten verstreichen.

Für das Mesoderm bei *Amphioxus* ist gerade der Fall der Amnioten, also der phylogenetisch am weitesten stehende Fall, am wichtigsten. Neben der achsenständigen Chordaanlage entstehen gastrale Mesodermstreifen als paarige, besonders vorn stark entwickelte, nach hinten weniger deutliche Coelomfalten des Archenterons. Die beiden am hinteren*) Rande des Peristoms paramedian liegen sollenden Polzellen, die nichts anderes als Urmesoblasten der Trochophora sein können, sind auch hier Bildungscentren für die Gesamtanlage des Mesoderms. Die Streifen desselben brauchen, von ihnen aus, nur in der Richtung nach vorn fortgesetzt und mit den hinteren Enden der Coelomsäcke in Verbindung gedacht zu werden, um als peristomales Mesoderm den innigen genetischen Zusammenhang der Ontogenie des *Amphioxus* mit der Entwickelung der Wirbeltiere zu illustrieren!

Diese Auslegung erscheint um so gewagter, je gründlicher man die diesbezüglichen Stadien des *Amphioxus* untersucht. Vor allem sind die Polzellen, wie wir bereits wissen, gar nicht vorhanden.**) Rabl liess sich in seinen Ideen auch durch den Umstand nicht beirren, dass ihre Existenz von dem ersten Untersucher, Kowalewsky, gar nicht erwähnt wurde und dass kein einziger Autor mit denselben etwas anzufangen wusste. Bereits vor Rabl hat sich Kleinenberg in seiner bekannten Abhandlung in sehr bescheidener Weise geäussert, dass solche Elemente gewöhnlich fehlen, und Lwoff, der in seiner Moskauer Arbeit nicht weniger als 32 Druckseiten und 16 Figuren dem *Amphioxus* widmet, hob hervor (**4**, p. 74, vgl. **1**, p. 737, Fussnote), dass er sie weder an lebenden Keimen, noch nach Osmiumfixierung und Karminfärbung zu entdecken vermocht hat (vgl. Stieda, **1**, Born, **1** und Bergh, **1**). Wenn es übrigens zu einem gewissen Grade verständlich erscheint, dass Rabl die oft subjektiv gefärbten Behauptungen Lwoffs als nicht ganz einwandfrei und glaubwürdig vorkamen, so muss es um so mehr befremden, dass er die allbekannte entwickelungsmechanische Arbeit von E. B. Wilson einfach mit Stillschweigen übergeht; und doch schrieb Wilson mit hervorgehobenem Druck (**3**, p. 597): The pole-cells of *Amphioxus* are a myth! Wir müssen bemerken, dass Lwoff sich direkt auf die Autorität Wilsons beruft. Am meisten sollte hier auch in den Augen Rabls die Thatsache in die Wagschale fallen, dass Hatschek, der das Vorhandensein von Polzellen seiner Zeit erwähnt hatte, sich durch Lwoffs Angaben indiziert gesehen hat, seine frühere Behauptung fallen zu lassen. Wenn es also in einem Referate (Ziegler, **2**) über die neuesten Untersuchungen über *Amphioxus* heisst, dass die Polzellen

*) D. i. bei der üblichen Orientierung des Keimes; vgl. p. 70—71.

) Nach mir (3**), auch von Samassa, Morgan und Hazen vergeblich gesucht.

manchmal fehlen, so ist diese Angabe im Sinne unserer im vorigen Kapitel mitgeteilten Ergebnisse zu korrigieren.

Um die Existenz einer Kontinuität der Keimblätter in den Metazoenkreisen ausser Zweifel zu stellen, hebt Rabl (1) ausdrücklich hervor, dass es „genügen wird, die Mesodermbildung des *Amphioxus* zum Vergleiche heranzuziehen“, um jene Homologie zu beweisen. Diese Ansicht teilen auch andere Autoren. Lwoff spricht ebenfalls von den Kowalewskyschen und den späteren Untersuchungen über *Amphioxus* als von dem Fundamente, auf welchem „der ganze stolze Bau der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere ruht“. Das Nämliche ist auch bei Born nachzulesen. Klaatsch, dessen Ergebnisse die Mesodermtheorie erschüttern, ist sogar überzeugt, dass sich hier „der einheitlichen Auffassung des Mesodermbegriffes“ neue Schwierigkeiten entgegenstellen.

Den Fall gesetzt, dass sich bei *Amphioxus* Urzellen befinden würden, müsste man zunächst beweisen, dass zwischen diesen Zellen und den parachordalen Mesodermtaschen eine mesodermale Verbindung wirklich existiert. Wir haben soeben gesehen, dass Rabl die Konjektur ersinnt, es stehe der Annahme nichts im Wege, dass sich Derivate der Polzellen im Epithel direkt nach vorn erstrecken und mit den beiden Coelomfalten verbinden. Nichtsdestoweniger werden wir im Unklaren darüber gelassen, wie sich diese durch eine Art von Petitio principii konstruierten, Ausrufungszeichen-förmigen Mesodermstränge im *Amphioxus*keime thatsächlich verhalten.

Rabl scheint nämlich übersehen zu haben, dass sich die in die Länge gestreckte Gastrulalarve nicht in schematischer Darstellung auf eine zweischichtige Walze zurückführen liesse, auf deren oberen Wölbung, vorn die gastralen Mesodermfalten angelegt werden, an deren unteren Fläche aber sich rückwärts die Polzellen befinden würden. Es leuchtet also ein, dass das peristomale Mesodermmaterial, wenn es sich direkt nach vorn erstrecken sollte, zwei mit den parachordalen vergleichbare, parallele Stränge längs der ventralen Wand der Larvenwalze bilden müsste. Es würde uns dann schwerlich jemand zumuten, derartige Mesodermstränge als peristomale Anlagen anzusehen; sie wären nichts anderes, als eine zweite, subintestinale Hälfte des axialen oder gastralen Mesoderms. Wir sehen daher, dass bei Bestimmung jener unsichtbaren Verbindungsbrücke zwei Momente den Ausschlag geben würden: eine wirklich peristomale Lage der Brücke und eine, wenn auch entfernte, Übereinstimmung mit Wirbeltieren. Sollte man die Anamnier zum Vergleich heranziehen, dann müsste man die peristomalen Stränge um den Blastoporus herumführen, so dass sie sich an der Dorsalseite der horizontal liegenden Walze einander nähern würden und mit den nach hinten verlängert gedachten gastralen Mesodermstreifen verschmelzen könnten. Dieser Fall würde starke Anklänge an die Mesodermanlage bei Squaliden bieten. Oder aber müssten wir den kürzesten Weg einschlagen und die peristomale Anlage in einem diagonalen, geschweiften Bogen in beträchtlichem Abstande vom Urmund zu den dorsalen Coelomstreifen hinführen. Ein solcher Fall stünde im Einklang mit verbreiteten Ansichten über die Mesodermbildung bei Amnioten.

Vergleicht man jedoch die beiden Eventualitäten mit dem was wir an *Amphioxus*keimen, selbst bei minutiösester Genauigkeit, wahrzunehmen im Stande sind, so stellt sich unsere Spekulation als ein harm- und haltloses Spiel heraus. Ebensowenig wie von den Urzellen des Mesoblasts, ist auch von einer mesodermartigen Differenzierung der hier in Betracht kommenden Urdarmgegend irgend etwas zu sehen. In der vorderen Hälfte fortgeschrittener Stadien werden die mesodermalen Darmdivertikel hart neben einer ähnlichen Abfaltung für die Chorda angelegt, so dass sich im Querschnitte (s. Garbowski, 3, p. 487, Fig. 4) am Rücken der inneren Schicht drei faltenförmige Austreibungen befinden, von denen die seitlichen mesodermal sind; zu jener Zeit ist das Medullarrohr vom Ektoderm bereits abgeschnürt. Diese Mesodermfalten entwickeln sich allmählich immer mehr nach rückwärts, wo sie selbstverständlich immer flacher werden und schliesslich in dem kreisrunden Darmrohrepithel spurlos verschwinden. Ein Querschnitt durch die hintere Region des Keimes bietet also bloss den Anblick der unpaaren Chordafalte, die sich über die ganze Länge des Urdarmes in gleichmässiger Ausbildung erstreckt.

Diesen Sachverhalt konnte Rabl nicht in Abrede stellen. L. c. p. 58 spricht er selbst von Mesodermfalten, die von vorn nach hinten an Höhe abnehmen und sich schliesslich, flach auslaufend, im Entoderm verlieren. Er fügt aber sogleich hinzu (p. 59, 61, 62): „Indessen dürfte es wohl gestattet sein, uns die beiden vorn zu Falten erhobenen Mesodermstreifen nach hinten an den Seiten des Urmundes bis zu den an der ventralen Urmundlippe gelegenen grossen Entodermzellen, den ‚Polzellen des Mesoderms' fortgesetzt zu denken." „Wir hätten dann" u. s. w. Wir haben bereits gesehen, dass eine solche willkürliche Annahme keinen positiven Wert haben kann;*) sie ist aber natürlicherweise immerhin gestattet. Man liest jedoch auf p. 96 bei Rabl, dass diese Vermutung schon längst zu einer Affirmation, ja zu einer fundamentalen Thatsache, die ein Theoretiker als Grundstein für sein Lehrgebäude verwenden kann, erhärtet ist. „Wir sehen — nach Rabl, bei *Amphioxus* — das Mesoderm aus zwei symmetrischen, neben der Medianlinie gelegenen Teilen hervorgehen, welche Beziehungen zum Entoderm des Urmundes besitzen." Wir wissen indessen, dass Beziehungen der parachordalen Mesodermanlagen zu Urmundelementen gar nicht existieren. „Beide (das ist, die peristomale und die gastrale Anlage) gehen kontinuierlich in einander über." Auf diese Weise glaubt Rabl die Homologie des mittleren Keimblattes bei *Amphioxus* und höheren Wirbeltieren positiv dargethan zu haben. Später kommt er freilich noch einmal zum Konjunktiv zurück. Dessenungeachtet drückt sich Rabl über die allgemeine Homologie mit folgender Zuversichtlichkeit aus: „So sehen wir, dass bei allen Bilaterien das Mesoderm aus zwei, in der Medianlinie von einander getrennten, aus dem Entoderm des Mundrandes hervorgehenden Anlagen seinen Ursprung nimmt. Diese Übereinstimmung ist so fundamental, dass alles andere dagegen zurücktritt."

Aus den virgulierten Absätzen ergiebt es sich, dass, wenn die Übereinstimmung nicht existiert, die Mesothermtheorie nach ihres Urhebers eigenster Überzeugung zu Boden fällt. Ehe wir diesen „verzweifelten Versuch", wie Rabls Theorie in einem bekannten Lehrbuche der Entwickelungsgeschichte genannt wird, verlassen, wollen wir uns noch bei einigen Einzelheiten aufhalten.

Der Umstand, dass die postulierte Mesodermbrücke von den übrigen Epithelzellen weder histologisch noch morphologisch abgesondert erscheint, hat offenbar Rabl zu der Bemerkung veranlasst, dass in jenen Fällen, wo das Zellmaterial bereits verhältnismässig reich ist, auch die mesodermalen Derivate des phyletisch ursprünglicheren Urzellenpaares sich beträchtlich vermehrt haben und sich auf ein grösseres Stück Epithel nach vorn erstrecken können. Auf diese Weise suchte er sich offenbar den Mangel jedweder Angaben über die Derivate der Polzellen in der diesbezüglichen Publikation über *Amphioxus* zu erklären. An einer anderen Stelle beruft sich Rabl auf die Entwickelungsvorgänge bei den Insekten, wobei er namentlich auf Kowalewsky und Heider hinweist; nun haben die Untersuchungen der neueren Zeit über die Darmbildung bei Orthopteren dargethan, dass die wirklich bestehenden Beziehungen zwischen Entoderm und Mesoderm bei dotterreichen Insekten mit der Mesodermtheorie Rabls keinen einzigen gemeinsamen Zug aufweisen. Es giebt bei den Hexapoden keine Gastrulation, keinen Urmund, folglich auch kein peristomales und gastrales Mesoderm. Auf die bereits erwähnten kühnen Spekulationen Escherichs, der den Keim einer *Musca* mit der „Gastrula" des *Peripatus* vergleicht und in der ventralen Medianlinie dieser Tiere die Raphe der bis auf die Mund- und Afteröffnung der Imago geschlossenen Urmundränder erblickt, brauchen wir füglich nicht näher einzugehen. Bei den meisten Insekten entsteht das Mesoderm entweder als ein zweites, unteres Blatt unter dem ektodermalen Keimstreif oder es wird in Form einer röhrenförmigen Falte vom äusseren Epithel abgeschnürt, in beiden Fällen zerfällt es bald in zwei laterale Partien und giebt in metamerischer Gliederung dem Bautypus der Articulaten seinen Ausdruck. Von Polzellen ist keine Rede; auch sind es nicht

*) Von grösseren, Polzellen-artigen Zellen, soweit sie individuell auftreten, sagt Delage (3, VIII, p. 116, Fussnote), dass sie ohne Entwickelung verschwinden.

Gonadensäckchen, die zuerst differenziert werden. Ähnliches gilt nach Heymons' neuesten Berichten von Myriopoden. Bei den mehr oder minder dotterreichen Crustaceeneiern, wie bei Gammariden, entsteht das Mesoderm nach Della Valle ohne Ordnung, grösstenteils, wie es zu erwarten ist, an der Ventralseite, aus Ektoderm, aber auch aus dem Entoderm. Das man infolgedessen z. B. bei *Orchestia*, wo diese Entstehungsweise an Mesenchymbildung erinnert, von keinem mittleren Keimblatt reden darf, unterliegt keinem Zweifel, ebenso wenig als eine derart dislozierte Entstehung der Mesomeren unmöglich, seien die Faktoren der Cenogenese noch so omnipotent gewesen, von einer Mesodermanlage im Sinne der Trochophora herstammen kann. Bei einer von Malakostraken so sehr entfernten Form wie *Limulus* findet das Gleiche statt, indem das unter dem Primitivcumulus aus der Primitivrinne entstandene Mesoderm auch von den Entomeren einen Teil seines Materiales bezieht. Wenn man noch die interessanten Verhältnisse bei manchen Hautflüglern (*Platygaster*) berücksichtigt, wo die als Entomesomeren zu bezeichnenden Zellen nicht nur vom Ventralteile der Keimanlage geliefert werden, sondern auch vom oberen Aussenepithel mesodermale Zellen in das Innere gelangen, wo derselbe Ektoblast zu gleicher Zeit nach aussen Zellen abgiebt, um embryonale Hüllen zu bilden, und der Mitteldarm nicht nur bipolar angelegt, sondern ausserdem aus anderen Zellen der Zwischenschichten gebaut wird, so gewinnt man vollends den Eindruck, dass es sich beim Mesoderm um kein irgendwie einheitliches Ding handelt, sondern um einen künstlichen Sammelbegriff von verschiedensten Gebilden und Anlagen. Man könnte schliesslich behaupten, dass sich das durchschnittliche Gesamtbild der Mesodermbildung bei Arthropoden eher noch mit den Anschauungen Lwoffs als mit der Theorie Rabls in Einklang bringen liesse.

Unsere Untersuchungen an *Amphioxus* haben uns ergeben, dass die Zone des Prostomialrandes, wo die Mitosen nicht stärker als sonst in den Epithelien verdichtet sind, weder als ektodermal noch als entodermal zu bezeichnen ist, dass sie keine Polzellen enthält, dass die dorsale Wand des Archenterons von dem sonstigen Urdarmepithel durch kein ausgesprochenes, konstantes Merkmal abweicht, dass zwischen den vorderen Mesodermfalten und dem Prostomum, insbesondere dem Hinterrande desselben, keine irgendwie nachweisbare „Verbindung" existiert, dass für das peristomale Mesoderm der Wirbeltiere kein Homologon zu finden ist, dass folglich zwischen dem *Amphioxus*, der keine Vertebratengruppe, sondern eine diesen gleichwertige Chordoniergruppe repräsentiert, und den Anamniern keine Kontinuität des mittleren Keimblattes nachzuweisen ist. Jedoch nicht nur der *Amphioxus* zeigt mit dem Rablschen Schema keine Übereinstimmung. Selbst im Kreise der Mollusken, auf welche sich diese Mesodermlehre hauptsächlich stützt, kann sie keine Geltung finden und bei dem fleissigen embryologischen Studium dieser Tiere vergeht gegenwärtig kaum ein Tag, der uns nicht neue Thatsachen, die den Voraussetzungen jener Lehre widersprechen, erschliessen würde. Sogar die Voraussetzungen, die Rabl zum Ausgangspunkte für seine Lehre gemacht hat, erweisen sich als Resultate ungenauer Beobachtung und verfrühter Verallgemeinerung.

Von unserem Standpunkte aus würden wir erwarten, dass bei der engen Zusammengehörigkeit der meisten Molluskenklassen, z. B. der Gastropoden und Lamellibranchiaten, die Hauptanlage der inneren Organe der Leibeshöhle sich mehr oder weniger identisch verhalten wird. Dies ist auch der Fall, da es in der Regel dieselbe von den 4 vegetativen Makromeren ist, welche den überwiegenden Mesodermteil liefert; welche von den zwei hinteren Makromeren es ist, hängt bei Schnecken davon ab, ob die Furchung in dexiotroper oder leiotroper Richtung eingeschlagen wird. Die Makromere enthält auch entodermale Anlagen in sich, deren Sonderung der Hauptsache nach bei der Teilung derselben in eine Entomere und in die „Urmesodermzelle" stattfindet; es werden aber nicht selten noch vorher etliche entodermale Mikromeren abgeschnürt, oder, bei früh eintretender Bildung der Urmesodermzelle, werden von dieser noch nachträglich kleine Entodermzellen abgegeben, ein neuer Beweis, dass die latenten Anlagen keinerlei Gegensätze bedeuten, sondern kontinuierlich ineinandergreifen. Der Zeitpunkt, wann die Mesodermzelle gebildet wird, ist recht verschieden; bei *Unio* geschieht es im 32zelligen

Stadium, bei *Ischnochiton* in zweimal so altem Stadium, bei 73 Zellen, als vierte Teilung der betreffenden Makromere. Anfänglich glaubte man, dass sowohl bei *Unio* als bei anderen Formen von den vier Blastomeren des 4zelligen Stadiums drei Zellen reinen Ektoblast und eine reinen Entoblast samt Mesoblast zu liefern hat und dass sich auch die Organogenie in der von der Keimblättertheorie als normales Geschehen angenommener Weise vollzieht. Erst Lillie (1) hat für *Unio* nachgewiesen, dass das Mesoderm auch aus einwanderndem Ektoderm seinen Ursprung nimmt. Ähnlichen Sachverhalt hat Conklin (1) bei *Crepidula* und nachher Wierzejski (1) bei *Physa* beobachtet und unter Anderen hat sich auch Holmes bei *Planorbis* überzeugt, dass vier Zellen der dritten Ektomerengeneration zu Bildungscentren für mesodermale Gewebspartien werden.*) Die letzteren, gewöhnlich sekundäres, auch larvales Mesoderm genannt, führen indessen gastrale Elemente mit, derer sie sich in Form von kleinen an den Darm abgegebenen Descendenten entledigen. Jene Ektomeren enthalten demnach potentialiter alle drei Keimblätter in sich und wären im Sinne der Theorie für qualitativ völlig undifferenziert gebliebene Blastomeren zu halten, was zu verwundern wäre, indem sie weder durch ihre Grösse noch durch ihre Lage von den benachbarten Ektodermzellen besonders abstechen. Die Einheitlichkeit des Mesodermbegriffes erscheint aber noch mehr illusorisch wenn wir über *Paludina* von Tönniges erfahren, dass ihr Mesoderm — im Gegensatze zu den Angaben Erlangers (2, 5) über enterocoele Mesodermbildung bei *Paludina* — aus der ventralen, den Urdarm verschliessenden Partie des Ektodermepithels durch allmähliche Auswanderung von Zellen in das Innere der ventralen Keimhälfte seinen Anfang nimmt, worauf es den ganzen unteren Teil des Blastocoels ausfüllt. Von Polzellen ist nichts zu sehen; desgleichen nach Kofoid (1, Taf. VII, Fig. 45—50) bei *Limax agrestis*. Die Angaben Tönniges, die von klaren Figuren unterstützt werden (1, Taf. XXV, Fig. 7, 8), wurden von P. Sarasin (1) vielfach an *Bithynia tentaculata* bestätigt. Manfredi (1) hat für *Aplysia* ebenfalls einen ektodermalen Ursprung des Mesoderms, aus 4 Mikromeren, behauptet. Viele Einzelheiten bei diesen verschiedenen Entstehungsweisen des mittleren Blattes würden noch besondere Beachtung verdienen, so der Umstand, dass die Urmesodermzelle in das Innere der Blastula versinkt, noch bevor es zur Embolie des Urdarmes gekommen ist, wie z. B. nach Meisenheimer (1, vgl. Kofoid, 1) bei *Limax maximus*, während bei *Paludina* noch zur Zeit der Darminvagination keine Spur von Mesoderm im Blastocoel zu sehen ist, bis das ektodermale Mesoderm hineinzuwuchern beginnt.**)

Schon das bis jetzt in aller Kürze Angeführte dürfte genügen, um die Homologie der Mesodermanlagen bei Mollusken zu zerstören. Es wird dadurch aufs klarste bewiesen, dass die Begriffe der Keimblätterlehre nicht geeignet sind, dem bei blutsverwandten Formen Gemeinsamen oder entwickelungsgeschichtlich Nahen den richtigen Ausdruck zu geben. Geradezu verhängnisvoll für die Mesodermtheorie Rabls und für die Kontinuitätstheorie der Keimblätter überhaupt sind die organogenetischen Ergebnisse neuerer Zeit über Mollusken. Es hat sich gezeigt, dass selbst bei solchen Formen, deren Mesoderm in ähnlicher Weise gebildet wird, in der Anlage der als ständige Derivate des Mesoderms geltenden Organe grösste Mannigfaltigkeit herrschen kann. Der Perikardialsack, samt dem in seinem Inneren sekundär entstehenden Herz, und das Exkretionsorgan sind es vor allem, deren Ursprung bei verschiedensten Formen, wie bei *Vaginula* (Sarasin), *Limax*, *Dreissensia* (Meisenheimer, 2) oder *Paludina* (Tönniges) ektodermal ist. Anderseits beteiligt sich das Mesoderm an Bildung von Organen, die für gewöhnlich als nicht mesodermal gelten, wie z. B. der hintere Teil des Darmes bei *Crepidula* (Conklin). Einige Autoren gehen so weit, dass sie Nieren und Herzsack einfach als Hautdrüsen auffassen. Angesichts der Schwierigkeit der Beobachtung und Beurteilung namentlich des „sekundären“ Mesoderms, die

*) Vgl. auch Heymons (1) und Korschelt (2).

**) Eine chronologische Übersicht der verschiedenen Darstellungen über die Bildung des Mesoderms bei Gasteropoden ist im V. Kapitel der Tönnigesschen Arbeit zu finden (1, p. 586—589).

in besonders schwungvoller Weise neulich von Carazzi*) betont wurde, würden indessen einzelne diesbezügliche Resultate eine Nachuntersuchung vertragen; für die nämliche Form wird manchmal dasselbe Organ von verschiedenen Autoren in verschiedener Weise abgeleitet. Für unsere auf breitesten Thatsachengebieten fundierten Anschauungen besitzen jedoch die Einzelfragen keine prinzipielle Bedeutung: die Streitfragen beziehen sich nämlich nur auf den Standpunkt der Keimblätterlehre, wo durch die Schlagworte Mesoderm oder Ektoderm entwickelungsgeschichtliche Kontraste in der Mehrzahl der Fälle nur vorgetäuscht werden. Wenn, beispielsweise, die Urniere bei dem einen Gastropoden aus mesodermalen Zellen, bei einem anderen direkt aus dem Ektoderm gebildet wird und beide Arten ektodermales Mesoderm besitzen, so würde sich in unseren Augen der thatsächliche Unterschied darauf beschränken, dass dasjenige Zellmaterial, welches die Niere zu liefern hat, in dem letzteren Fall noch im epithelialen Verbande verbleibt und in Form des werdenden Organes in die Leibeshöhle gelangt, im ersteren Fall hingegen vorher in die Leibeshöhle hineinwächst, bevor es sich organogenetisch differenziert. Das bis jetzt eindeutig Festgestellte reicht jedenfalls aus, um der Mesodermtheorie Rabls den Boden zu entziehen.

Eine andere, von den Verhältnissen bei *Amphioxus* ausgehende Mesodermtheorie wurde von Lwoff entwickelt. Ihren Kern bildet die assertorisch formulierte Hypothese, dass sowohl bei *Amphioxus* als in verschiedenen Klassen der Wirbeltiere stets der nämliche Prozess einer sekundär erworbenen Einstülpung dorsalen Ektodermmateriales wiederkehrt. Diese zweite Invaginationsphase geht, wie wir es bereits oben auseinandergesetzt haben, Hand in Hand mit der Schliessung des Urmundes. Obwohl Lwoff seine diesbezüglichen Ansichten ausser an den drei hier angeführten Orten (**1**, **3**, **4**) noch in anderen Abhandlungen (**2**), wo er einen Zusammenhang zwischen der Chorda dorsales und dem Medullarrohr beschrieb, entwickelt, so interessiert uns hier vornehmlich das ausführliche Kapitel über *Amphioxus* aus der Moskauer Arbeit. Diese sekundäre ektodermale Invagination, die sich doch bei der Einfachheit der Verhältnisse beim Lanzettfisch besonders leicht hier eruieren liesse, erklärt uns nach Lwoff in ungezwungener Weise den Einstülpungsprozess und die Genese des zweischichtigen Stadiums bei Amnioten. Das wichtigste Moment an dieser Theorie ist jedoch unbestreitbar der allgemeine Schluss, den Lwoff aus seinen Ergebnissen zieht. Er fasst seine Erörterung dahin zusammen, dass bloss die beiden schon im Blastulastadium stark entwickelten Keimblätter, das Ekto- und das Entoderm in der Klassenreihe homologisierbar sind, während die mesodermalen Anlagen in diskontinuierlicher Weise zur Differenzierung gelangen.

Um die Auffassung Lwoffs zu bestätigen oder zu widerlegen, muss man sowohl die Thatsachen der Entwickelung bei *Amphioxus* und Wirbeltieren, als die begriffliche Präzisierung der Keimblätter im Auge behalten.

Diese Gegenstände wurden zum Teil schon oben beregt. Für die Annahme, die obere Decke des Urdarmes liefere die drei Längsfalten aus einer ektoblastogenen Anlage, soll zunächst die Verdichtung der Mitosen am oberen Einstülpungsrand bestimmend gewesen sein. Wir haben gesehen, dass diese Verdichtung, die sich übrigens auf die ganze äussere Fläche der heranwachsenden dorsalen Wand des Keimes erstreckt, sich in einer einfacheren Weise erklären lässt, folglich für die behandelte Hypothese ohne Beweiskraft ist. So nehmen in späteren Entwickelungsperioden, zur Zeit der Auslösung von Abfaltungsprozessen am Rücken des Darmrohres auch die Mitosen im Entodermepithel an Zahl beträchtlich zu, wie es beim regeren Wachstum nicht anders denkbar ist. Einen weiteren Anhaltspunkt bietet angeblich der Höhenunterschied zwischen den oberen und unteren Urdarmzellen; es zeigt sich aber, dass jener Unterschied, den auch Rabl beobachten konnte, in manchen Fällen in das Gegenteil um-

*) In dessen Arbeit über Embryologie von *Aplysia* (Anatom. Anzeiger, 1900, No. 17.

schlägt. Lwoff führt aber noch ein anderes Argument ins Feld; er bildet Epithelschnitte durch Gastrulae ab. wo am oberen Urmundrande die Zellen so rasch in das Innere gedrängt zu werden scheinen, dass das Epithel mehrschichtig wird.

Der naheliegende Erklärungsgrund hierfür besteht in der nicht genau senkrecht durch die Epithelien gehenden Schnittführung, was bekanntlich eine nie versiegende Quelle von Irrtümern bei histologischer Deutung bildet. Auch Born hat die Schwierigkeiten einer genauen Orientierung der ausserordentlich kleinen *Amphioxus*keime beim Schneiden als eine verhängnisvolle Fehlerquelle bezeichnet. Sobotta (2) bringt in seiner Fig. 18 nach vorzüglichem Präparate einen horizontalen Schnitt durch eine in der Invagination begriffene *Amphioxus*gastrula mit abgetragener Kuppe; da überzeugt man sich, wie an dem schräg getroffenen Entoderm die Zellen im Diagonalschnitt höher als sonst zu sein scheinen und wie sie den ersten Anlauf zu einer scheinbaren Doppelschichtigkeit nehmen. Weit auffälligere Beispiele findet man jedoch auf der *Amphioxus*tafel in der Lwoffschen Hauptarbeit.

Wir können also vorderhand kein sicheres Kriterium, welches für eine ausgesprochen ektoblastogene Natur der inneren Rückenplatte entscheidend wäre. Allerdings lässt auch Lwoff nicht das ganze Mesoderm aus dieser Anlage entstehen. An dem Aufbau der axialen (gastralen) Stränge sollen sich nach und nach auch entodermale Elemente beteiligen. Ausserdem unterscheidet Lwoff ein peripheres Mesoderm, welches ausschliesslich aus dem Entoderm seinen Ursprung nimmt. Ähnlich behauptet auch Keibel, dessen Auffassung mit der Lwoffschen ziemlich nahe verwandt ist, dass entodermale Zellen, die zwischen dem peristomalen und dem gastralen Mesodermabschnitte gelagert sind, in den Verband dieser beiden Mesodermgruppen aufgenommen werden.

Worin mag nun dieses Schwanken in der Beurteilung elementarster Thatsachen der Vertebratenentwickelung seinen Grund haben, wenn nicht in der Dehnbarkeit und Unklarheit der aufgestellten Begriffe, in der Unmöglichkeit klarer Unterscheidung zwischen primären und sekundären Keimblättern u. dgl. mehr. Die Frage, ob die *Amphioxus*gastrula durch ein annähernd gleichmässiges Wachstum der beiden Schichten oder durch fortgesetztes Nachrücken von äusseren Zellen in die tiefere Schicht an Länge gewinnt, wird nur dann bedeutungsvoll, wenn es sich dabei um die qualitative, und zwar virtuelle Specifizierung des Zellmateriales handelt. Man gelangt nämlich bei solcher Formulierung von einer Spezialfrage zu den allgemeinen Problemen der Keimblätterlehre: ob die Lage im Keime oder Prädisposition stärkeren Einfluss ausübt, ob die eingestülpten Zellen erst infolge von Verlegung in das Innere zum Entoderm werden, oder ob das Entoderm durch Invagination zum Urdarme wird, ob sich die Keimblatteinheiten auf histologischem, tektonischem oder physiologischem Wege abformen u. s. w. Diese Fragen wird man wohl am ergiebigsten vereinfachen, wenn man sie einer einzigen Generalfrage unterordnen und trachten würde, den Zeitpunkt, in welchem die Spezifizierung des Zellmateriales im Verlaufe der Entwickelung erfolgt, möglichst genau zu bestimmen. Der Zweck der Homologisierung der Keimschichten als distinkte Keimblätter ergiebt sich doch aus dem Bedürfnis nach abstrakten Begriffen, welche geeignet wären, unsere Arbeit dadurch wesentlich zu erleichtern, dass sie an Stelle einer erdrückenden Menge von ontogenetischen Spezialfällen eine allgemein giltige Regel substituieren würden.

Solcher Keime, die schon in Anfangsstadien der Furchung eine nachweisbare Verteilung der Keimblattqualitäten erleiden, giebt es überaus wenig. *Amphioxus* scheint jedenfalls — namentlich auf Grund der Versuche E. B. Wilsons — zu denjenigen Formen zu gehören, bei denen die Differenzierung ziemlich spät auftritt. Lwoff hat sich mit dieser Frage beschäftigt und die Vermutung ausgesprochen, dass man bei *Amphioxus*, erst vom Blastulastadium angefangen, zwischen ektodermalen und entodermalen Blastomeren unterscheiden darf. Wir möchten uns, wohl bemerkt, nicht assertorisch dahin äussern, dass die beiden Hauptflächen der Zellen gewisse Anhalte darüber zu bieten scheinen. Im „Morula"stadium sind die Blastomeren noch verhältnismässig kugelrund. Bloss diejenigen Wände, mit denen die Zellen

zusammenstossen, sind bereits eingedrückt; die Oberfläche des Keimes besitzt aber in der That einen maulbeerartigen Habitus. Wir halten das für den Ausdruck einer noch hohen Individualität oder Selbständigkeit einzelner Zellen. Im Blastulastadium verliert sich dieser Charakter allmählich. Die Blastomeren werden immer mehr zu Bestandteilen eines höheren Gebildes; aber auch jetzt noch erscheint gewöhnlich die äussere und innere Fläche des Keimes hügelartig gewellt. Im Gastrulastadium verliert sich bei den allermeisten Individuen diese Eigentümlichkeit vollständig, so dass wir ein typisches, embryonales Epithelgewebe vor uns haben. Gleichzeitig kann man beobachten, dass die Zellen sich nicht simultan in allen Partien des Keimes abflachen, sondern dabei offenbar von der eingenommenen Lage geleitet werden. Das Gebiet des animalen Poles wird am frühesten zum Epithel. Die grösseren Entodermzellen werden erst bedeutend später umgewandelt und an den Gastrulis kann man überaus häufig die höckerige innere Fläche des Urdarmes bemerken. In der Region, wo die Einstülpung erfolgt, bleiben die Zellen ebenfalls lange Zeit zugerundet. Fig. 13, Taf. V, wo man aber wahrscheinlich zum Teil mit einer gewissen Quellung zu thun hat, sowie zahlreiche Abbildungen Sobottas (2) liefern Belege dafür. Bei zugerundeten Zellen fallen auch hellere Grenzstreifen, welche Sobotta auf Grund seiner 10 μ dicken Schnitte als dotterfreie Stellen erklärt, stärker auf, als beim flachen Epithel. Ich kann mich indessen nicht entsinnen, so ausgesprochen helle, quergestreifte Intercellulurstrukturen, wie sie Klaatsch z. B. auf Fig. 1 und 2 in seiner Arbeit (1) zur Darstellung bringt, an meinen mit Pikrinschwefelsäure behandelten Objekten irgend jemals gesehen zu haben.

Wir glauben also gewisse Anzeichen zu finden, dass die prospektive Specifizierung der geweblichen Elemente bei *Amphioxus* ziemlich langsam fortschreitet, und dass sich besonders lange der Einstülpungsrand und die invaginierten Elemente indifferent verhalten. Eine gewissermassen zwingende Folge davon wäre die, dass man selbst bei Aufrechterhaltung der Concrescenzlehre nicht berechtigt wäre, eine Prädestinatination des an der Connascenz beteiligten Zellmateriales (Urmundrandes) etwa im Sinne eines phyletisch alten Neuromuskelringes u. dgl. anzunehmen. Und dies wäre ein neues Moment, welches gegen die Lehre von His sprechen würde, obschon diese Theorie durch die neuesten sinnigen Untersuchungen Kopschs bereits endgiltig abgethan zu sein scheint. Unser Standpunkt dürfte mit der Auffassung Schapers identisch sein, der in einer Spezialarbeit (1) die Entstehung der neuralen Elemente erörtert und die Überzeugung gewinnt, dass die Hisschen Keimzellen keine prädestinierten Neuroblastvorläufer sind, sondern ohne ursprüngliche Specietät mit anderen Epithelzellen geweblich gleichwertig sind.

Auf diese Weise wird demnach der umstrittene Punkt in der Mesothermtheorie Lwoffs, zum Teil wenigstens, gegenstandslos. Es ist erstens nicht ersichtlich, warum der stärkere Wachstumsprozess am vorderen, oberen Prostomialrande so essentionell von den anderen verschieden sein sollte; zweitens scheinen die Gewebe zu wenig differenziert zu sein, um schon in so frühen Entwickelungsstadien von rein ektoblastogenen oder entoblastogenen Anlagen sprechen zu dürfen. Dessenungeachtet waren die Arbeiten Lwoffs fruchtbar, weil sie zu zahlreichen Nachuntersuchungen und zur Klarstellung so mancher Einzelheit Anregung gegeben haben. Eine relative Bestätigung finden sie in den bereits erwähnten Versuchen Samassas mit Amphibien, wo nach Abtötung vegetativer Blastomeren durch Induktionsschläge. das überlebende „animale" Furchungsmaterial die dorsale Darmwand samt Chorda und Mesodermanlage, wenn auch unvollständig, ausgebildet haben, was indessen nach Abtötung der animalen Zellen nicht gelingen wollte.

Eine dritte, der Lwoffschen scheinbar entgegengesetzte Hypothese über den Ursprung des Mesoderms, die sich auch gegen die Urmundlehre O. Hertwigs wendet, hat Klaatsch entworfen. Nicht oben, sondern am unteren Rande des Prostomiums geht die Einstülpung der ektodermalen d. i. äusseren Zellen am regtsten vor sich. Durch das starke Einströmen des Epithels in das Innere des Keimes sollen oft Bilder bedingt werden, welche das Vorhandensein besonderer Polzellen vortäuschen

können. Damit wäre wohl das Entgegengesetzte von der Ansicht Lwoffs behauptet, obwohl beide Forscher dieselbe, vestitalienische *Amphioxus*art untersucht haben. Bei der Deutung seiner ungefärbt in Balsam montierten Präparate stützte sich Klaatsch vornehmlich auf die Befunde die er an *Rhopalaea neapolitana* gemacht hat, und auf Ergebnisse anderer Autoren über Ascidienentwickelung. Bei *Rhopalaea* liegen am hinteren Urmundrande paarige Myoblastanlagen des Schwanzes als ektodermale Zellstreifen und werden infolge eines fortgesetzten Einströmens des ektodermalen Epithels eine Strecke weit in die Tiefe des Darmsackes hineingedrängt. Später, nach Schluss des Urmundes durch die dorsalwärts von hinten nach vorn heranwachsende Neuralduplikatur des Ektoderms, wird die Anlage der Chorda zwischen jene kaudalen Mesodermanlagen hineingeschoben, während die vorderen Teile des mittleren Keimblattes vom Entoderm ausgeschieden werden. Das letztere erinnert stark an die Coelomfaltung bei *Amphioxus*. Seeliger (1) hat bezüglich der betreffenden Mesodermbildung bei *Clavellina* wesentliche Unterschiede hervorgehoben, doch halten wir dieselben für rein morphologisch, nicht aber organogenetisch. Charakteristisch für die Ascidien ist, dass ihr Mesoderm das entwickelte coelomatische Lumen sehr bald rückbildet und dass die Lage der Mesodermzellen unregelmässig wird. Ähnliches ist jedoch auch von *Amphioxus* behauptet worden, und die gegenseitige Lage der Gewebsgruppen zu einander, die namentlich für die Ascidie in Seeligers Arbeit klar hervortritt (1, Taf. III und VIII, Fig. 89), lässt keinen Zweifel über eine genetische Beziehung zwischen Tunicaten und Acraniern aufkommen, obschon das gastrale Mesoderm bei Ascidien (*Rhopalaea*) durch Entodermwucherung, bei Acraniern durch Sackfalten gebildet wird. Sonst wären wir nahezu mit allem, was Seeliger im „allgemeinen Teile" seiner Arbeit anführt, einverstanden. Er hält den Ascidienkeim für eine sekundäre Modifikation der Gastrula, wie sie bei *Amphioxus* in anderer Richtung eingeleitet wurde. Während für Haeckel die Tunicaten sich eng an Acranier anschliessen, bei denen primäre Verhältnisse sich erhalten haben, aus der Archigastrula eine Archicoelomula wird, die erst bei Cranioten in eine Metacoelomula übergegangen ist, sind nach Ziegler die Tunicaten nicht geeignet, für den primären Charakter der Enterocoelie Nachweise zu liefern. Man dürfe nicht vergessen, dass neben Mesodermzellen, die denen von *Amphioxus* ähnlich sind, aber bedeutend früher, schon im Blastulastadium, differenziert werden, bei Ascidien, wie *Ciona*, hinten am Urmund, dort wo bei Selachiern die Medullarplatte mit Mesoderm und Entoderm zusammenhängt, jene kaudalen Myoblasten auftreten. Es hat namentlich Castle (2) wohl zuerst die Wichtigkeit dieser sekundären Anlage hervorgehoben, in welcher die Anlagen der künftigen Medullarplatte und der Myoblasten zusammenhängen und die Existenz eines „Neuromuskelringes" annehmen lassen, während die entodermale Anlage hauptsächlich Mesenchym zu liefern hat. Bei *Clavellina* (Taf. VI, Fig. 23) soll auch die Grenze zwischen dem Nervenstrang und der definitiven Darmwand durch eine dreieckige Zelle markiert sein. In Figur 24 ist nur der vordere Teil des mittleren Blattes eingetragen, während der kaudale der Übersichtlichkeit halber weggelassen wurde. Die Sonderstellung der hinteren Myoblasten — sagt Klaatsch (1, p. 240) — und ihre genetische Beziehung zum Ektoderm ist von allgemeiner Bedeutung. Es musste immer auffallend erscheinen, dass die Körpermuskulatur von der Urdarmwandung herzustammen schien. Die nahe Beziehung der Muskulatur zum Nervensystem legt die Vermutung einer genetischen Beziehung nahe. Eine solche gemeinsame Quelle dürften wir in dem Neuromuskelring erblicken, welcher den Blatoporus umgiebt.

Es ist also klar, dass solche Erwägungen, von anderen Befunden ausgehend, zu Resultaten führen, welche an die Theorie Lwoffs nicht unerheblich erinnern. Weitwendige Auslassungen über unsere Stellungnahme zur Neuromuskelringhypothese können wir uns um so mehr ersparen, als sie sich aus dem früher Gesagten zumeist von selbst ergeben dürften. So viel steht jedenfalls ausser Zweifel, dass die Lehre von der Kontinuität des Mesoderms auch von dieser Seite keine Kräftigung erfährt. Schon die Unterschiede, die sich in der Entwickelung der Ascidien, z. B. zwischen *Clavellina rissoana* und *Distaplia magnilarva* (Taf. VI, Fig. 23, 25), auffällig machen, zeigen, welchen Schwankungen die

einzelnen Anlagen in ihrer korrelativen Ausbildung unterworfen sind, wenn auch der phyletische Zusammenhang bei allen diesen Formen eine Einheitlichkeit des morphologischen Grundplanes zur Folge hat. Organogenetisch erinnert doch der vordere Mesodermteil der Ascidien, wie wir bereits gesagt haben, namentlich an Querschnittsbildern sehr stark an *Amphioxus*; und darin werden uns hoffentlich die meisten Embryologen ihre Zustimmung nicht vorenthalten. Und doch ist die positive Bedeutung der beiden Mesodermanlagen sehr wesentlich verschieden: der gewichtige Teil der Muskulatur nimmt bei Tunicaten aus einem anderen Gewebe seinen Ursprung. Dies zeigt uns mit aller wünschenswerten Klarheit, dass selbst bei Tieren, die in verwandtschaftlichen Beziehungen zu einander stehen, wie es diese beiden Chordoniergruppen sind, die Prospektivität der Blastomeren stets, je nach Bedarf des Organismus, in dessen innerstes, eigentliches Leben wir noch so wenig eingeweiht sind, wechseln kann, das eine Mal sich in einer eng beschränkten Gegend des Keimes konzentriert, in anderen Fällen wieder getrennt und auf verschiedene Partien verteilt wird, hie und da in einer Weise, die den künstlichen Kategorien der Keimblatteinheiten genau entspricht und ihre potitive Existenz vortäuscht. Der erörterte Fall liefert zugleich für eine andere Wahrheit unwiderlegbare Beweise: für die prospektive Totipotenz der Blastomeren.

Es leuchtet also ein, dass das entodermale Mesoderm der Ascidien, selbst dann, wenn sich der Unterschied zwischen einer Ausstülpung und einer losen Zellwucherung als völlig belanglos ergeben würde, mit den Coelomtaschen des *Amphioxus* wegen verschiedener Prospektivität und — was eigentlich dasselbe ist — verschiedener Herkunft nicht homologisiert werden könnte; ist ja die epitheliale Muskelbildung das am meisten charakteristische Merkmal des Peritoneums der Acranier. Aus ähnlichen Gründen dürfen gastrale Mesodermanlagen auch von sonstigen Tieren, wie der Ctenophoren oder der Chaetognathen, mit denen der Tunicaten nicht homologisiert werden. Dasselbe gilt von losen, zelligen Mesodermanlagen wie bei Pilidium und Echinopedium, bei Echinidenpluteus und *Synapta*larve, in den Keimscheiben von Decapoden, Cephalopoden, Vögeln u. s. w. Dass die vielgenannte „Archistomtheorie" auch, und vor allem, keinen Anspruch an wissenschaftliche Exaktheit und Richtigkeit erheben kann, versteht sich von selbst. Die Theorie führt bekanntlich mesodermale Darmaussackungen auf radiale Darmtaschen aktinienartiger Urformen zurück, aus deren Archistom durch starke Längsdehnung und Concrescenz der Mund und After der Bilaterien herzuleiten wäre. Diese vage Hypothese ist um so weniger stichhältig, als die Enterocoelie bei manchen Formen erwiesenermassen relative Neuerwerbung ist. Es wird auch öfters auf die Radialität in der Anordnung der ektodermalen Mikromeren im Furchungskeime der Mollusken, Anneliden oder Polycladen hingewiesen und das regelmässige Ektomeren-Kreuz, welches am animalen Pol zur Entwickelung gelangt und in Bezug auf die Orientierung des ganzen Keimes einen vorderen und hinteren, einen rechten und linken Arm besitzt, als eine primordiale Eigentümlichkeit und als Ausdruck einer nur noch in frühen embryonalen Stadien erhaltenen Radialität aufgefasst. Eine solche Auffassung gehört — nicht unseres Erachtens, sondern mit absoluter Sicherheit — zu den grundlosesten Annahmen, die je von der phylogenetischen Forschung konzipiert wurden. Die Kreuzfigur kommt bei so verschieden organisierten tierischen Typen vor, dass man mit ebensolchem Rechte die so zahlreich im Tierreiche wiederkehrende runde Gestalt überhaupt für Radialität halten müsste, für erworbene oder rückerworbene. Es sei uns erlaubt, die wir die Bildung des Ektodermkreuzes bei einer marinen und einer Süsswasserschnecke studiert haben, zu bemerken, erstens dass das Kreuz von Anfang an nicht radial gebaut zu sein pflegt, sondern symmetrisch, da sich namentlich am longitudinalen Armpaare immer stärker auftretende Differenzen bemerklich machen, zweitens, dass zwar die Konfiguration der animalen Seite bei ersten Furchungsstadien den Eindruck von Radialität hervorruft, besonders bei Chitonen, die vegetative Seite sich jedoch nicht radial, sondern ausgesprochen bilateral (bei Gasteropoden mit Asymmetrie verbunden) furcht. Dies ist jedoch nur nebensächlich. Die Radialität der Kreuzfigur erklärt sich von selbst eben dadurch, dass sie aus dichoto-

mischer Zellfurchung resultiert. Wenn sich eine Eizelle entwickeln soll, so muss sie zunächst ein zweizelliges Stadium durchlaufen. Bei äqualer Teilung ist dieses Furchungsstadium stets bilateral, mag die Imago radial, bilateral symmetrisch und sonst noch wie gebaut sein; und doch wird wohl niemand auf Grund dieser entwickelungsgeschichtlichen Thatsache behaupten wollen, dass die Urmetazoen deshalb bilateral gewesen sein mussten. Es folgt ein vierzelliges Stadium, welches wiederum der Urradialität das Wort sprechen würde. Wenn sich nun von den vier Makromeren kleine Blastomerenquartette abschnüren, so kann ihre anfängliche Gruppierung überhaupt nicht anders sein als radial. Bilateralität stellt sich sodann möglichst zeitlich ein und betrifft nicht nur die beiden medianen Arme des Kreuzes selbst, sondern auch dessen nächste Umgebung; so sind die beiderseitigen Paare von auffallend grossen Trochoblasten, die interradial zwischen den Armen gelegen sind, in den zwei vorderen Quadranten ganz anders orientiert als in den hinteren. Auch der Rythmus der Zellteilungen lässt, von frühesten Furchungsstadien angefangen, auf Bilateralität schliessen.

Mit der genauen Darstellung der Mesodermbildung bei *Amphioxus* können wir eigentlich die Frage nach der Homologie des dritten Keimblattes als erledigt betrachten. Das Mesoderm der Ascidien entspricht einerseits nicht den Darmsäckchen des *Amphioxus*, welcher, der Chordoniergruppe angehörend, den Übergang zu Vertebraten vermitteln soll; anderseits fehlt die Homologie mit Wirbeltieren, da es sich ergiebt, dass das periphere Mesoderm der Selachier bei *Amphioxus* kein Homologon findet (vgl. Samassa, 2, p. 167). Lwoff unterscheidet nämlich bei Wirbeltieren überhaupt zweierlei Mesodermarten in einer Weise, die seiner Auffassung der Dorsalplatte des Darmes entspricht: das axiale Mesoderm liegt neben der Rückensaite und ist ektodermal, jedoch zum Teil auch entodermal, das periphere, das auch den Cyclostomen fehlen dürfte, ist entodermal, namentlich aus Dotterelementen zusammengesetzt, doch ist auch das axiale Mesoderm aus der hinteren Gegend des Primitivstreifes daran beteiligt. Nach Lwoff verhalten sich in dieser Hinsicht Amphibien genau so wie die Teleostier. Andere Forscher haben die Ergebnisse Lwoffs im wesentlichen bestätigt, nur stellt A. Brauer in seinen Untersuchungen über die Entwickelung des Axolotls und der Gymnophionen die Beteiligung des Entoderms an der Bildung der Rückenplatte in Abrede; er hat vielmehr eine scharfe Grenze zwischen den Darmzellen und dem pigmentierten Mesoderm wahrgenommen. Wenn man den gesamten Dorsalteil des Darmes als Mesoderm ektodermalen Ursprungs auffasst, so muss man auch die Chorda dorsalis mit Lwoff, Brauer, Schultze u. A. als mesodermal und nicht als entodermal erklären. Nach Lwoff, Will, Mitsukuri wiederholt sich dasselbe auch bei Reptilien, nur sagen die beiden letzteren „primäres Entoderm“ anstatt „Mesoderm“. Beim Hühnchen, dessen Keimscheibe nach C. Koller aus einer oberen und unteren Lage besteht, entsteht das Mesoderm in der Gegend der Sichelfurche des Ektoderms (Taf. VI, Fig. 30) aus dem Ektoderm und dem darunterliegenden Entoderm, worauf es kranialwärts zwischen Ektoderm und Entoderm vorwächst. Eigene Schnittserien über junge Keimscheiben haben uns keine Überzeugung von einer unumstösslichen Richtigkeit dieser Angabe beibringen können; auch die Figuren Kollers sind nicht klar genug, um die Sache eindeutig zu bestimmen. Kopsch (5) hält den Urmundrand des Hühnchens für Mesoderm, doch unterscheidet er mit Rabl eine ventrale Myoblastanlage in der Gegend der sogen. Caudallappen der Keimscheibe von der dorsalen, die rechts und links von der Mittellinie nach Bildung des Prostomialfeldes angelegt wird. Das Mesoderm der Säuger soll nach Keibel aus dem Ektoderm der Primitivstreifen in der „zweiten Gastrulationsphase“ hervorgehen; nach anderen Autoren verdankt ein Teil des Mesoderms seine Entstehung entodermalen Verdickungen. Nichts Derartiges ist bei *Amphioxus* zu finden. Im grossen und ganzen bietet die Mesodermbildung bei Vertebraten ebenfalls Modifikationen, die sich im Rahmen des von gemeinsamen Vorfahren Vererbten abspielen, sich jedoch in zwangloser Weise über die durch die Keimblätterlehre bestimmten Grenzen der Keimareale verschieben, und zwar nicht immer in einer Weise, die sich einfach aus dem Einflusse des anwachsenden oder abnehmenden Dottergehaltes ableiten liesse.

Bezüglich des *Amphioxus* sei noch bemerkt, dass auch das spätere Verhalten seines Mesoderms von der Organogenie höherer Tiere wesentlich abweicht.

Das Unnatürliche in dem Begriffe eines mittleren Keimblattes macht sich in den Begriffen des Mesenchyms und des epithelialen Mesoderms s. str. besonders bemerkbar. Es sind bekanntlich rein histologische Kategorien. Die Mannigfaltigkeit ihrer Genese und ihrer Wechselbeziehung ist in ihrer Gesetzwidrigkeit der Theorie gegenüber nicht mehr zu überbieten. Diese histogenetischen Vorgänge werden ja durch die Natur der Organe, die der Keim hervorzubringen hat, bedingt, und da ihre Natur im ganzen Bereiche der Metazoen ihrem Wesen nach stets dieselbe bleibt, so muss sich der Bildungsvorgang selbst, je nach der phyletischen Prädisposition des Keimes verändern. Bei Coelomaten hat man versucht das Mesenchym genetisch mit gastralen Coelomsäckchen zu verbinden und als ihr Derivat darzustellen. Nach und nach haben sich jedoch die Beobachtungen gemehrt, das mesenchymale Zellen von sämtlichen Epithelien und Geweben des Keimes abstammen können. Bei Lamellibranchiaten z. B. schnüren Ektomeren später Generationen Mesenchymelemente ab, ganz unabhängig von den Hauptbildungszentren des Mesoderms. Bei Coelomatenlarven findet man zahlreiche Mesenchymelemente, die sogar in Funktion treten und z. B. als Myoblasten fungieren, noch lange bevor das erste epitheliale Coelomsäckchen differenziert wird. Zellen, welche nach theoretischer Interpretation epitheliales Mesoderm liefern, sind mitunter histologisch ebenso embryonal als die Mesenchymzellen. Es existiert in der Wirklichkeit keine Grenze zwischen den beiderlei Mesodermanlagen. Ihre Derivate sind in zahlreichen Fällen gar nicht zu unterscheiden. Nach Balfour giebt es bei Wirbeltieren viele Muskeln mesenchymatischen Ursprungs, die den übrigen vollkommen entsprechen. Bei Hirudineen, bei Trematoden ist es oft kaum möglich, zu entscheiden, ob man es mit mesenchymatischen oder mesodermalen Muskeln zu thun hat. Die Schnurwürmer sind echt schizocoele Tiere, die Anordnung ihrer Muskulatur entspricht jedoch den Hirudineen. Beiderlei Anlagen entwickeln sich nebeneinander, gehen ineinander über und können keineswegs als ein primäres und sekundäres Gebilde behandelt werden.*)

Dieses gegenseitige Verhältnis ergiebt sich eigentlich von selbst aus der Thatsache, dass das mittlere Keimblatt nur eine Kollektivbezeichnung für verschiedenste Gewebe und Anlagen ist, nicht aber eine reelle Einheit. Ebenso wie wir das bei den beiden primären Keimblättern gesehen haben, ist kein einziges Organ qualitativ und genetisch an das sog. Mesoderm gebunden. Als Mesodermbildungen werden vor allem die Muskeln genannt. Wir haben aber bereits in vorigen Abschnitten des öfteren gesehen, dass die Muskulatur verschiedensten Ursprungs sein kann. Bei Coelenteraten entstehen die Muskelfibrillen auch in den Gonophoren sowohl aus dem Ektoderm als Entoderm, z. B. bei *Physalia*, nach Goto. Der Zeitpunkt, wann die betreffenden Anlagen tektonisch individualisiert werden, schwankt in weitesten Grenzen. Bei *Phoronis* findet die Sonderung nach Fättinger (1) schon im 8zelligen Stadium statt, während z. B. ein *Strongylus*embryo nach Wandolleck (1, p. 147) bereits stark ausgewachsen ist, als sich erst die Muskulatur anlegt, an deren Bildung nach Goette (1) auch das Ektoderm partizipiert. Bei den mehrmals erwähnten Platygasteren existieren im Cyclopsstadium von mesodermalen Anlagen nur die Muskeln für die Extremitäten, während die übrigen Mesodermanlagen virtuell in einer Keimstreif-artigen, ventralen Ektodermverdickung enthalten sind.

Auch die Gonaden gehören keineswegs zu Derivaten des Keimblattes. Des öfteren sind die Propagationszellen sehr früh differenziert, bevor noch der Keim zur Differenzierung von Epithelien schreitet. Unseres Ermessens besitzt das Verhältnis der Propagationszellen zu somatischen Zellen und der Zeitpunkt ihrer Differenzierung für phylogenetische Beurteilung der

---

*) Vgl. Haeckel, 15, p. 516, wo die Ursprünglichkeit des Gastralmesoderms erörtert wird.

Organismen eine weit grössere Bedeutung als z. B. die Darmanlage. Bei gemeinsamer Abstammung verhalten sich die Gonaden ihrer Lage und Entwickelung nach ziemlich gleichförmig, ohne natürlich, je nach dem Grade und Einseitigkeit der phyletisch summierten Anpassung der Organismen, in ihren notwendigen Modifikationen die Keimblattgebiete zu respektieren. Wenn wir bei Onychophoren und Chilopoden die Gonaden als Derivate der Ursegmente erkennen und bei Insekten, mit Wheeler, Heymons u. A. nur einen Teil ihres Ausführungsapparates aus den Ursegmenten entstehen sehen, oder gar von Erlanger (3) erfahren, dass bei Tardigraden die Geschlechtsdrüsen vom Darmkanal als dorsale Ausstülpung, ähnlich den lateral sprossenden Exkretionsorganen, geliefert werden, so können wir das entwickelungsgeschichtliche Ergebnis auf einen einheitlichen Typus zurückführen, während wir, vom Gesichtspunkte der Keimblätterhomologie aus, auf fundamentale und geradewegs unerklärliche Gegensätze stossen würden.

Das Mesoderm hat demnach für die Organologie der Tiere nicht nur keine reelle Bedeutung, sondern besitzt nicht einmal den Wert einer ordnenden Hilfsvorstellung; es ist im Gegenteil geeignet, grosse Verwirrung zu verursachen. Nur verwirrend können in die vergleichende Forschung Thesen eingreifen, wie die Mesodermtheorie Rabls, welche besagt, dass das Mesoderm sämtlicher Bilaterien, die monophyletischen Ursprung haben, homolog ist, weil es bei *Amphioxus* ebenso beschaffen sei, wie bei Wirbellosen; das Mesoderm des Kopffortsatzes bei Vögeln und Säugern sei entodermalen Ursprungs und verwachse nachher (was nicht richtig ist) mit dem gastralen Mesoderm. Es wirkt verwirrend, wenn Hatschek Mesepithelien und Mesenchym aus einem primären einheitlichen Mesoderm oder Wilson die Polzellen der Anneliden und Mollusken vom Archenteron abzuleiten versucht. Die Einen bringen den Uranfang des mittleren Keimblattes mit der Differenzierung von Geschlechtszellen in Verbindung, die in das Innere gelangten, die Anderen, wie Mečnikoff oder Goette, halten es für nicht differenziertes Gewebe. Nach Braem soll dasselbe als eine an der Grenze zwischen Ektoblast und Entoblast liegende Zone vorhanden sein, welche um so breiter ist, je äqualer die Furchung. Meyer (1) hält das Mesoderm für einen Anlagekomplex gesonderter Organe, dessen Hauptteil, ein embryonales Genitoperitonealgewebe als primäres Organ aus den Keimzellen der Blastaeaden hervorgegangen sein dürfte. Nach Rabl waren Polzellen einfach Sexualzellen. Gegenseitig pflegt man sich bei der Deutung der Verhältnisse starke theoretische Beeinflussung vorzuwerfen. Es ist auch versucht worden, anstatt eines einzigen zwei mittlere Keimblätter zu unterscheiden, entweder zwei gesonderte Epithelialanlagen oder als Mesoderm und Mesenchym. Der Versuch, die Tierformen nach dem Prinzip gastraler Mesodermsäcke zu betrachten und zu sichten, konnte nicht glücken; im Systeme müssten *Sagitta*, *Amphioxus* und bis vor kurzem *Paludina* als einheitliche Gruppe zusammengefasst werden, die beiden Bryozoenklassen müssten in ganz verschiedene Gruppen gelangen. Das Ergebnis wäre demnach dasselbe, wie wenn die Tiere nach dem Verlauf der Furchung geordnet werden sollten. Wenn es viele Anzeichen giebt, dass selbst das regelrechte Blastulastadium, soweit es in der Entwickelung vorkommt, nicht immer als monophyletisch, also im Sinne der Phylogenie als primär, aufgefasst werden dürfte, so gielt dasselbe in noch höherem Masse von den Ausstülpungen des Urdarmes. Wenn daher Eisig und Andere bestrebt sind, in der Entwickelung der Ektomeren bei Anneliden, Lamellibranchiaten, Gasteropoden, in einer anderen Richtung bei Rotiferen u. s. f. eine vollkommene Übereinstimmung (organologisch) aufzudecken, so kann das auf Mesoderm keinen Bezug haben. Ich muss gestehen, dass ich trotz grösster Aufmerksamkeit und aller Kenntnis der einschlagenden Litteratur den Ausführungen Eisigs (1, p. 155 ff.) nicht folgen konnte. Nach ihm seien die Teloblastzellen des Mesoderms weder ektodermal noch entodermal, sondern jenen primären Blättern „beigemengt"; beigemengt als selbständige Nachkömmlinge der Geschlechtszellen, die bei niederen Tieren ebenfalls entweder dem einen oder dem anderen Keimblatte „beigemengt" sein können. Nun wissen wir, dass die Mesoblasten der Polycladen, das Mesenchym der Anneliden und der Molluskenlarven vom Ektoderm kommen; das Mesoderm der Rotiferen kommt vom Ektoderm; Teile der Niere, das Herz und Perikard sind oft ektodermal, wie bei *Limax* oder *Vaginula*; wir wissen, dass die Muskeln

bei Nematoden und manchmal bei Vertebraten, wie, nach Kupffer, die ventralen Halsmyomeren des *Ammocoetes*, vom Ektoderm abstammen, dass sogar Skeletteile bei Vertebraten ektodermal sind (nach Julia Platt); dass anderseits die Pigmentzellen bei *Nereis* „teilweise" entodermal sind, weil dort — wie es Wilson erklärt — primäre Mesoblasten Mesentoblasten sind, ferner, dass auch die Rückenseite der Anamnier und das Blutgefässsystem der Amphibien „teilweise" vom Entoderm geliefert werden. Auch bei der Regeneration der Ringelwürmer wird für mesodermale Neubildungen ein anderes Blatt, zumeist das äussere, am stärksten beansprucht (A. Michel). Angesichts derartiger Ergebnisse direkter Beobachtung dürfte das (gegen Biomechaniker aufgestellte) Programm Eisigs, Organbildung bis auf Blastomeren zurückzuverfolgen, wenig geeignet sein, seine Voraussetzungen zu bestätigen. Je eingehender unsere Kenntnisse auf embryologischem Gebiete sein werden, um so sicherer werden wir die prospektiven Potenzen, die an drei primordiale Organanlagen gebunden zu werden pflegen, in mannigfaltigsten Kombinationen an einzelne Blastomeren verteilt finden. Durch diese Mannigfaltigkeit und Verteilung erscheint aber zumal der Begriff des mittleren Keimblattes ohne Rest aufgehoben. Es giebt übrigens Tierkreise, von denen schon heute behauptet wird, dass sie kein Mesoderm besitzen: so die Poriferen und Coelenteraten. Bei diesen Tieren wandern in die gallertige Zwischenschicht des Körpers aus dem Ektoderm, aber auch aus dem Entoderm, Zellen aus, die als Mesoderm fungieren; einige Autoren, wie Bourne, namentlich aber Lendenfeld, versuchten zwischen einer primären Mesoglea und einem sekundären, subepithelialen Mesoderm eine morphogenetische und begriffliche Grenze zu ziehen. Es bleibt aber Thatsache an sich, dass die mesodermalen Elemente von sämtlichen, äusseren und inneren Epithelien des Organismus herstammen, hier und da von denselben sogar zeitlebens nicht getrennt werden. Was kann aber für einen Wert ein Keimblatt als orientierende Hilfsvorstellung besitzen, in wiefern kann eine die *Crepidula* betreffende Annahme, es finde bei dieser Form die Verlagerung der Polzellen aus dem Entodermverbande etwas später als bei verwandten Formen statt, als Erklärung gelten, wenn es sich zeigt, dass die mit dem Begriffe des Mesoderms verbundenen Eigenschaften und Akzidentien über einzelne Zellen des gesamten Organismus zerstreut werden können? Es kann uns nicht überraschen, dass bei Tieren, deren Eier den gleichen oder sehr ähnlichen Bau besitzen, wie bei Mollusken, die Furchung, das Schicksal der „Kreuzfigur" u. dgl. ähnlichen Verlauf nehmen; weniger einleuchtend ist der Umstand, dass bei Polycladen die Furchung mehr oder minder verwandte Bilder bietet. Unsere Aufgabe ist, zu forschen, welche Resultate den Organismus dazu führen, den oder jenen Weg der Entwickelung einzuschlagen, um zu dem Endresultate seines Baues zu gelangen; und es stehen ihm stets mehrfache Wege zur Verfügung, was von Roux in dem Begriffe „atypischer" Ontogenie präzisiert worden ist. Dann erst können wir vergleichen.

Dass aber das Mesoderm als Begriff weder fähig, in dieser Richtung irgend etwas begreiflich zu machen, noch als Grundpfeiler einer Theorie verwendbar ist, von welcher aus, deduktiv, das normale, morphogenetische Geschehen zu erschliessen wäre, das dürfte auch denjenigen einleuchten, die mit Gedankenreihen weniger gewandt als mit Schnittserien umzugehen wissen.

X. Abschnitt.

Über den Begriff der Leibeshöhle.

Wie nicht anders zu erwarten war, hat die Lehre von der Homologie der Keimblätter auch die Homologisierung der Leibeshöhle versucht.* Sämtliche Organe, die den Körper zusammensetzen, wären als Derivate stets derselben Keimepithelien miteinander homologisiert. Die Leibeshöhle, der Raum, in

dem sich die Organe entwickeln und neben einander liegen, gilt für kein Organ, dürfte jedoch von der allgemeinen Regel morphogenetischer Einheitlichkeit keine Ausnahme bilden; um die Erklärung der einen Tierform aus der anderen vollständig zu machen, erübrigte es nur nachzuweisen, dass auch der allgemeine Körperraum, der die Organe aufnimmt, stets derselbe bleibt und von denselben Keimschichten umgrenzt wird. Die Mannigfaltigkeit des mittleren Körpergewebes, welches naturgemäss in engste Beziehungen zur Leibeshöhle treten muss, und sein ungleicher Entwickelungsgrad haben es jedoch unmöglich gemacht, den Nachweis einer solchen Einheitlichkeit wirklich zu führen. So war man von Anfang an genötigt, wenigstens zwei Arten der Leibeshöhle zu unterscheiden. Die Begriffe Schizocoel und Enterocoel findet man schon bei Huxley; doch wurde der Gegensatz zwischen der primären und sekundären Leibeshöhle erst von Claus und Hatschek präzisiert. Je nach der Beschaffenheit der Leibeshöhle pflegt man gegenwärtig die Tiere in Proto- und Deuterocoelier einzuteilen. Jene, auch Schizo- oder Pseudocoelier, in Bezug auf die Coelomtheorie Acoelomaten genannt, behalten zeitlebens ihr Blastocoel als Leibeshöhle. Bei diesen entsteht die Leibeshöhle sekundär als Lumina der Mesodermanlagen, die folglich sämtliche Leibeshöhlenepithelien zu liefern haben; ihre Leibeshöhle, das Coelom, wäre in allen Fällen homolog, wenn sie phyletisch und ontogenetisch samt der Mesodermanlage stets den gleichen Ursprung haben würde. Der Name Enterocoel deckt sich mit der Hypothese der Gebrüder Hertwig, das Coelomsäckchen stamme vom Archenteron ab, dessen Ausstülpung es ursprünglich gewesen, und sei im Laufe der Entwickelung zur Abschnürung und völliger Selbständigkeit gelangt. Andere Theoretiker leiten das Coelom in einer anderen Weise ab, der Leitgedanke einer phyletischen Einheitlichkeit der Coelomaten bleibt aber überall derselbe.

Wie wir im mittleren Keimblatt selbst, den beiden Primordialorganen analog, einen künstlichen Kollektivbegriff für verschiedenste Anlagen erkannt haben, deren stammesgeschichtliches Verhältnis zu einander noch unbekannt ist, ebenso kann auch der Begriff einer einheitlichen Leibeshöhle unmöglich der wirklichen Sachlage Rechnung tragen. Es giebt ganze Tierkreise, welche in die künstlich verallgemeinerten Kategorien durchaus nicht passen wollen. So werden die Mollusken von den einen als echte Protocoelier (Schizocoelier) von den anderen als Coelomaten behandelt. Namentlich das Herzsäckchen soll dem echten Coelom entsprechen. Nun aber hat Tönniges nachgewiesen, dass bei gewissen Gasteropoden der gesamte sogen. Mesoblast vom Ektoderm kommt, baldigst in seine Derivate zerfällt und dass auch das Perikardium als Hohlraum in eingewucherten Häufchen von Ektodermzellen angelegt wird, wodurch jede Beziehung desselben zum Coelom aufgehoben wird. Auch in Kofoids lesenswerter Arbeit (1, p. 75 ff.) ist der Beweis erbracht worden, dass in Mesodermcentren, die bei vielen Mollusken, ähnlich wie bei Anneliden, in Form von lateralen Streifen von den Polzellen geliefert werden, ein Coelomspalt überhaupt nicht zur Anlage gelangt.

Bei Tieren, bei denen die Anlage des Coeloms auf Spalträume im Mesoderm zurückgeht, welche frühzeitig obliterieren, beziehungsweise in mesenchymatischer Auflösung aufgehen, werden oft Teile des Blutgefässsystems als Überreste der eigentlichen Leibeshöhle der Coelomaten aufgefasst; so gerade bei Mollusken, bei vielen Arthropoden u. dgl. Aber auch das Blutgefässsystem bildet keine phyletische Einheit im Sinne der Keimblätterlehre. Bütschli hat bekanntlich schon 1883 die Ableitung desselben von der primären Leibeshöhle, d. i. vom Blastocoel versucht. Bei Vertebraten wurde das Herz mit dem Entoblast in Verbindung gebracht. H. E. Ziegler hält dasselbe bei Wirbeltieren für eine mesenchymatische Bildung und nur bei Cyclostomen und Amphibien sei die Anlage teilweise auf das innere Keimblatt verschoben worden. Dieses Und ist für die Natur der ganzen Frage gewiss bezeichnender als eine Reihe einzelner Beispiele. Ziegler ist denn auch wirklich zu dem Schlusse gelangt, dass die Leibeshöhle in einzelnen Stämmen höherer Metazoen einen gesonderten Ursprung haben muss. Nach allem, was wir in diesem Kapitel bereits vorgebracht haben, dürfte es sich kaum verlohnen, auf die beiden jetzt herrschenden „Einheitlichkeitstheorien", die Coelomlehre und Rablsche Polzellenlehre

ausführlich einzugehen. Coelomsäckchen wären nach O. und R. Hertwig primär aus Urdarmtaschen entstanden, weil schon das Gastrocoel der Aktinien Septaltaschen besitzt, in welchen Gonaden zur Entwickelung kommen. In die bunte Gesellschaft der Organismen, welche jenes primäre Verhalten bewahrt haben, wie die Stachelhäuter, die Brachiopoden, die beiden Klassen der Schulginschen Vermidien, Chaetognathen und Axobranchier, die Chordaten, haben die Autoren der Coelomtheorie auch die Fadenwürmer gestellt, obwohl bei diesen Tieren zwei Urmesodermzellen und mesenchymatische Muskeln auftreten. Schon durch das systematische Verhältnis der genannten Tiere zueinander wird das Zufällige einer solchen Gruppierung in richtiger Weise beleuchtet. Aber selbst in den angeführten Gruppen liegt die Sache durchaus verschieden. Die Coelombildung des *Amphioxus* wird weder bei Vertebraten noch bei Manteltieren wiederholt. Es wird irrtümlich behauptet, dass z. B. bei Amphibien parachordale Coelomdivertikel auftreten. Wie aber schon Goette gezeigt hat, würde es sich bei Wirbeltieren, von Cyclostomen angefangen, höchstens um einen Abspaltungsprozess zwischen den beiden unteren Keimschichten handeln. Unter Tunicaten hat Castle bei *Ciona* eine sehr frühe Differenzierung der Keimblätter entdeckt und konnte schon im Blastulastadium die Mesomeren von den übrigen Zellen genau unterscheiden. Mac Bride (1) der ebenfalls für die Ursprünglichkeit der Urdarmtaschen eintritt, hält in erster Linie die Larven der Echinodermen für beweisend. Aber gerade das Verhalten der von ihm herangezogenen Organismen beweist mit aller wünschenswerten Klarheit, dass für die Entstehungsweise des Coeloms innere Indikationen und Bedürfnisse des Organismus entscheidend sind, welche, solange sie in ihrer voraussichtlichen Einfachheit nicht bekannt sind, morphogenetischen Vorgängen den Charakter des Zufälligen auflegen und jede Homologie verbieten. Das Darmdivertikel ist bei gewissen Echinodermenlarven die Anlage eines Säckchenpaares, von denen das eine reines Coelom enthält, das andere dagegen zur Hälfte die Leibeshöhle, zur Hälfte das Gefässsystem liefert. Bei einer Holothurienlarve liefert zwar das Vasoperitonealsäckchen die gleichen Derivate, aber die Nacheinanderfolge ihrer Entstehung ist verschieden: was sich vom Mesenteron abschnürt, ist das künftige Hydrocoel und das gesamte Coelom ist eigentlich nicht ein Derivat des Darmes, sondern des Gefässsäckchens. Das genetische Verhältnis kann sich demnach verschieden gestalten. Bei Chaetognathen ereignet sich aber das Merkwürdige, dass zuerst der Coelomsack von der Blastula aus durch Invagination gebildet wird und nachher der Darm als Derivat der Leibeshöhle seinen Ursprung nimmt und dies durch Wachstumsprozesse, die sich ohne Schwierigkeit auf Faltenausstülpung zurückführen liessen. Wie man sieht, kann die Leibeshöhle, auch dort, wo sie als sackförmige Falte angelegt wird, entweder vor dem Darme oder aus dem Darme oder erst aus einem Derivate des Darmes zur Anlage gelangen.

Anhänger der Enterocoeltheorie, wie z. B. Schimkewitsch (3, p. 353), sind geneigt bei der Organogenie alle Abfaltungsprozesse für primär, jede Organbildung aus vorher abgesonderten Zellen für sekundär zu halten. Diejenigen, die mit Rabl das Coelom von den Polzellen ableiten, sind entgegengesetzter Ansicht. Die zumeist metamerisch gegliederten, von den Polzellen ausgehenden, paragastralen Mesodermstreifen illustrieren den phylogenetischen Hergang der Differenzierung, weil die Polzellen ein Überrest jener Keimzellen sind, welche ursprünglich aus dem Blastoderm in das Blastocoel einzuwandern pflegten und nach Lokalisierung der Einwanderung am Urmundrande in der Nähe des Urmundes eine Primordialgonade zur Entwickelung brachten. Das Coelom wäre nach dieser Auslegung mit der Genitalhöhle gleichbedeutend und die Metamerie der Coelomtaschen bei Anneliden wäre durch die metamere Anordnung der Gonadensäcke bei Nemertinen und sogar schon bei Tricladen vorbereitet. Der Gonocoelhypothese steht die sogenannte Nephrocoeltheorie gegenüber, welche den Ursprung des Deuterocoels in das Lumen der Nephridialsäckchen verlegt und deshalb auch für die Organe der Exkretion Homologie, d. i. einen einheitlichen Ursprung postulieren muss. Dass diese Auffassung nicht stichhältig ist, ergiebt sich aus einer Reihe von Arbeiten R. S. Berghs, die einen exakten Nachweis erbracht haben, dass zwischen den verzweigten Nephridien der Rotiferen und Plathelminthen einerseits und den Seg-

mentalorganen der Articulaten andererseits kein phyletischer Zusammenhang besteht.*) Bergh gebührt das Verdienst, auf die anatomische Thatsache Nachdruck gelegt zu haben, dass die Segmentalorgane stets als Ausführungsgänge der Coelomtaschen fungieren, während durch die Einheitlichkeitstheorie des Exkretionsapparates dieser Zusammenhang aufgehoben und als eine sekundäre Erscheinung angesehen werden müsste. Indem Bergh im Coelothel ein phyletisches Primordialorgan erblickt, ist er geneigt das Coelom der Articulaten von den Geschlechtsfollikeln der Schnurwürmer und der Plathelminthen abzuleiten; auf diese Weise wäre die Kontinuität der Coelomanlage, die bei jedem Versuche der Homologisierung vorausgesetzt wird, leichter herzustellen als bei Ableitung von Nephrocoel. Die letztere Möglichkeit (Faussek u. A.) ist um so weniger wahrscheinlich, als die Geschlechtsprodukte sodann in der Leibeshöhle, die einfach das vergrösserte Anfangsbläschen des Exkretionsapparates sein würde, in die schädigende Nähe der Exkretstoffe gelangen müssten. Wir halten es für überflüssig, sämtliche die Phylogenie der Leibeshöhle betreffenden Konjekturen an dieser Stelle wiederzugeben, um so mehr als man sich aus dem schönen und klaren Referat H. E. Zieglers (3) über den derzeitigen Stand der wichtigsten Hypothesen leicht orientieren kann. Es sei nur zur Charakteristik des gegenwärtigen Standes der Frage hervorgehoben, dass der Verfasser die morphogenetisch untersuchte Tierwelt in Bezug auf die Verhältnisse der Leibeshöhle schliesslich in drei Gruppen zu sondern genötigt ist, in Protocoelier, in Deuterocoelier und in solche, welche die Merkmale beider Arten von Leibeshöhle besitzen und ihre Zugehörigkeit unentschieden sein lassen.

Ohne den Leser mit Einzelheiten zu überbürden und mit der Kritik der Hypothesen zu ermüden, glauben wir das Richtige in den bündigen Satz fassen zu können, dass diese Verhältnisse nur als ein Ausdruck morphologischer und physiologischer Postulate zu begreifen und zu vergleichen sind. Diese Fassung dürfte nicht überraschen, wenn man den Standpunkt berücksichtigt, den wir der Morphogenie gegenüber eingenommen haben. Dass bei höheren Tieren besondere Epithelien und Konnektivgewebe den Darm und die Organe von einander abgrenzen werden und dass Hand in Hand mit der Vervollkommnung der inneren anatomischen und geweblichen Differentiation auch der Exkretionsapparat sich komplizieren und modifizieren muss, halten wir für selbstverständlich. In diesem Sinne wird jeder höhere Organismus zum Deuterocoelier, während wir in ursprünglichen Tieren und in jungen Entwickelungsstadien hoch organisierter Tiere, so lange sich die allgemeinen Verhältnisse des Baues in denselben noch mit primitiver Einfachheit gestalten, protocoele Organisationsstufen erkennen werden. Weil nun auch die jüngsten Stadien die Lebensfunktionen ausüben, Nährstoffe aneignen und ausscheiden, so können sie schon in relativ jungem Alter und bei einer relativ noch einfachen Organisation — man denke an eine Gastrula der Cephalophoren — besonderer Exkretionsorgane nicht entbehren. Diese Organe bleiben nicht unverändert und können es nicht thun, sondern müssen entweder selbst eine gründliche Umbildung, Vervollkommnung und Vervollständigung erfahren oder neuen, vollkommeneren und vollständigeren Nephridialanlagen den Platz räumen. Auf diese Weise wird uns die Thatsache verständlich, warum eine junge Molluskenlarve ähnliche, blindgeschlossene aber funktionierende Urnieren besitzen wird, wie die imaginalen Stadien niedriger Würmer oder Vermidien, und warum sie nachträglich, einer Annelidentrochophora analog, die ihre Kopfniere zu Gunsten der coelomalen Metanephridien rückbildet, ihr larvales Organ gegen einen neuen Exkretionsapparat vertauschen muss, welcher der zunehmenden physiologischen Differenzierung und der veränderten Topographie interorganeller Hohlräume besser entsprechen wird. Sofern das Wesen der Assimilation und der Ausscheidung und die embryonalen Vorgänge der Organbildung wohl im ganzen Gebiete der Metazoen dieselben bleiben, so werden wir naturgemäss, ähnlich wie bei der Darmbildung, auch bezüglich der Leibeshöhle und ihres Zusammen-

*) Zuletzt in der gegen Vejdovský gerichteten Schrift: Bergh, nochmals über die Entwickelung der Segmentalorgane. (Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. 66, p. 446).

hanges mit den Nephridialanlagen — auch mit den Gonaden — mehrfache Analogie und viele Anhaltspunkte zu vergleichender Betrachtung finden; dies ist aber auch alles, was sich darüber aussagen lässt. Als direkte Beweise für gemeinsame Vergangenheit können wir jene Analogien nie und nimmer verwerten. Dass gerade in dieser Richtung durch Überschätzung des phylogenetischen Wertes embryologischer Kongruenzen gesündigt wird, daran brauchen wir wohl nicht zu erinnern. Wir zögern nicht, diesen Vorwurf selbst auf die phyletische Interpretation metamerisch angelegter Urcoelomsäckchen der Articulaten auszudehnen. Viele Leser, die uns vielleicht bis hierher nicht ohne Zustimmung gefolgt sind, dürften hier gegen diese unsere Schlussfolgerungen, entrüstet, Verwahrung einlegen; nicht vielen von ihnen dürfte aber so manche Einzelheit der coelomalen Metamerierung gegenwärtig sein, die zweifellos als Ausnahmefall behandelt sein würde. Und doch dürfte z. B. die Thatsache — um wenigstens ein konkretes Beispiel anzuführen — dass bei manchen Arachnoideen die Coelomsäckchen mit unwiderleglicher Deutlichkeit zuerst im ersten, dann im vierten, dann im zweiten und dritten etc. Körpersomit angelegt werden, zu jenen Ausnahmen gehören, von denen eine einzige hundert positive Aufstellungen aufwiegt. Einen willkommenen Ausblick auf das Gebiet phylogenetischer Werte und Unwerte bietet uns auch das Vorkommen vergänglicher Spalt- oder Hohlräume zwischen den Blastomeren in der Embryogenie der Mollusken. Den Vorgang habe ich selbst beobachten können; in der Litteratur wurde derselbe besonders bei *Planorbis* und *Limax* beschrieben. Zwischen den zwei ersten Blastomeren entsteht eine „Leibeshöhle", die mitunter so bedeutend werden kann, dass sich die Zellen als zwei aneinander gelegte Hohlkugeln ausnehmen; sodann wird der Hohlraum wieder zum Schwunde gebracht, um nach der zweiten Furchung aufs neue aufzutreten, worauf sich das Spiel nach jeder weiteren Furchung, wohl bis zum 24zelligen Stadium wiederholt, das ist so lange, bis sich nicht die vergänglichen Hohlräume zu einem gewöhnlichen Blastocoel zusammenschliessen. Liesse sich ein derartiger Entwickelungsgang nicht zu Gunsten einer Hypothese ausbeuten, dass das Blastocoel garnicht primär ist, sondern eine lange Reihe phylogenetischer Umbildungen hinter sich hat, weit länger als die, welche wir in der Umbildung protocoeler Entwickelungsstadien in deuterocoele zu erkennen vermeinen, und dass uns das Blastocoel nur deshalb als primordiale Bildung imponiert, weil jene Reihe in den Palimpsesten der Biogenese durch die Allmacht der Cenogenie ausgelöscht worden ist?

Die Anwesenheit von Exkretionsapparaten ist ohne jedwede Rücksicht auf Phylogenie ein physiologisches Postulat. Was ist aber primär, was sekundär? Solche Fragestellung müssen wir als sinnlos bezeichnen. Ziegler hebt mit Recht hervor, dass es unmöglich ist, auf Grund der Thatsachen der Embryologie über die palingenetische oder cenogenetische Natur derselben den Entscheid zu führen; eher auf Grund der Anatomie. Es scheint uns aber, dass das letztere noch weniger Erfolg haben würde. Mit Bezug auf die Enterocoeltheorie der Gebrüder Hertwig bemerkt Ziegler, welcher das Coelom aus dem Protocoel ableitet, dass für die Annahme der Entwickelung der Coelomsäcke samt allen mesodermalen Derivaten aus Darmdivertikeln durch den Zusammenhang des Mesoderms und Entoderms im Parenchym acoeler Turbellarien und — es wäre hinzuzufügen — der Protacoelier nicht unterstützt werden kann, weil sich bei höheren Strudelwürmern eine deutliche Grenze zwischen den beiden Geweben nachweisen lässt. Man könnte aber Ziegler, zumal er sich zu Gunsten der Anatomie und der Nephrocoeltheorie ausspricht, ein Argument entgegenhalten, welches die Enterocoeltheorie kaum je verwertet hatte, dass bei ursprünglichen Crustaceen, wie die Copepoden, das Geschäft der Ausscheidung oft gewisse Zellen des Darmkanals besorgen, ohne sich in besondere Drüsenanhänge zu differenzieren, und dass in den Malpighischen Gefässen thatsächlich ein Organ vorliegt, welches sich als ein ursprüngliches Deuterocoel, dessen Verbindung mit dem Gastrocoel dauernd besteht, ausdeuten liesse. Jedoch mit den Malpighischen Harnröhrchen, die entodermalen oder ektodermalen Ursprung haben können, haben die Coelomtheorien nie etwas rechtes anzufangen gewusst. Die Entwickelungsgeschichte dieser Harnröhrchen beweist fürs erste, dass es ein vergebliches Bemühen wäre, Homologie zwischen ihnen

und den Segmentalnephridien zu suchen, zweitens dass die Nierenorgane, ganz nach Art der Atmungsorgane, je nach den physiologischen und phyletisch-morphotischen Prämissen in verschiedenste Gegenden des Organismus verlegt sein können, drittens dass selbst in eng umschriebenen Gruppen die Nephridien in verschiedener Weise angelegt werden. Die Nephridien der Skorpioniden liessen sich als mesenterale Ausstülpungen eher mit hepatopankreatischen Blindschläuchen der Crustaceen homologisieren und die Nieren der Acarinen sind eher den Coxaldrüsen anderer Arthropoden als den übrigen Malpighischen Gefässen gleichzustellen. Höchst bemerkenswert ist das Verhalten der Nierenorgane bei Onychophoren, wo sie trotz der morphologischen Verwandtschaft dieser Tiere mit Myriopoden, morphologisch dem Typus der Segmentalnephridien entsprechen. Die vorderen werden nachträglich in Speicheldrüsen verwandelt, also in ein Organ, welches in die Kategorie ektodermaler Drüsen hingehört: dies geschieht auf diese Weise, dass sich die trichterförmigen Nephrostomata schliessen und die Nephridien als Anhangsblasen der Speicheldrüsen persistieren; der Drüsenschlauch wächst in die Länge, und die Ausführungsmündungen, die innerhalb des Mundwulstes liegen, nähern sich und vereinigen sich zu einer unpaaren Öffnung, welche in das Innere der Leibeshöhle zu liegen kommt, weil vom Ektoderm aus nachträglich ein Ausführungsgang nach Art eines Stomodaeums gebildet wird.*) Die Speicheldrüsen der Tausendfüssler werden indessen von Anfang an als ektodermale Drüsensäckchen angelegt. Die Wehrdrüsen der Myriopoden werden hingegen von Eisig als Nephridien angesehen. Physiologisch wird man den Ausführungsgang der Exkretionssäcke des Flusskrebses mit den Chloragogenzellen der Oligochaeten, vielleicht auch mit den Nephridialgängen der Acranier, den Harnröhrchen der Wirbeltiere und dem Bojanusschen Organ der Lammellibranchiaten vergleichen müssen. Bei Mollusken, welche, wie erwähnt, keine Coelomhöhle zur Entfaltung bringen, wird aber die Urnierenanlage, ebenso wie der Herzbeutel vom Ektoderm aus als Hautdrüsensäcke eingestülpt, z. B. bei *Vaginula*. Es wird überhaupt bei der Erforschung der Exkretionsorgane ein viel zu grosser Nachdruck auf die Keimblätterlehre gelegt, während bei der mitunter kaum durchführbaren Suche nach der Mutterschicht, auf wesentlichste, physiologische Charaktere der Nephridien kaum geachtet wird. Die Thatsache selbst, dass bei Mollusken die Nieren oft direkte Derivate des Ektoderms sind, bietet einer physiologisch gefassten Homologisierung kein wesentliches Hindernis, weil das Mesoderm, trotzdem es von einer Entomesomere herstammt, also mit der Darmanlage in Verbindung steht, anderseits, nach der Entdeckung von Wierzejski u. A., auch vom Ektoderm der Basommatophorenlarven geliefert wird, also eine Verbindung mit dem äusseren Blatt ebenfalls bekundet. So viel über die Exkretion.

Ein weiterer Schluss, zu dem wir bei vorurteilsfreier Sichtung des Materials gelangen, ist, dass sowohl der Begriff der primären als der sekundären Leibeshöhle embryogenetisch nicht einheitlich ist, sondern nur in ungefährer Weise gewissen besonders hervorstechenden Fällen zu oberflächlicher Charakteristik dienen könnte, während diese Fälle einer kontinuierlichen, unerschöpflichen Reihe von Differenzierungsstufen und Übergängen angehören. Die Merkmale der beiden Kategorien wurden hauptsächlich auf die Begriffe des Mesoderms und des Mesenchyms gestützt. Aber seitdem Balfour die Unmöglichkeit nachgewiesen hat, zwischen enchymatischen und epithelialen Muskeln einen strengen Unterschied durchzuführen, wurde es evident, dass jene Begriffe ebenfalls nicht exakt sind, sondern zur Bezeichnung embryonaler Sammelgewebe verwendet wurden, welche ineinander kontinuierlich übergehen. Ebenso wie man im blasigen Parenchym der Plattwürmer ein Homologon für das peritoneale Endothelgewebe der eucoelomen Articulaten gesucht hat, ebenso ist es sehr oft unmöglich zu entscheiden, ob ein Tier den Protocoeliern oder Deuterocoeliern zugerechnet werden soll. Sehr bezeichnend sind in dieser Hinsicht insbesondere solche Formen, welche nur eine Hälfte des Peritoneums, entweder dessen parietales oder viscerales Blatt zur Entwickelung bringen. Es entstehen dabei für derlei künstliche,

---

*) Die Tracheenbündel sind morphogenetisch den Hautdrüsen der Ringelwürmer gleichzusetzen.

begriffliche Sonderung ähnliche Schwierigkeiten wie bei der Darmbildung durch partielle Delamination, wo das Archenteron kein reines Gastrocoel, sondern zugleich auch Teile oder das ganze Blastocoel umschliessen würde! Es sei uns erlaubt, auf die Entwickelung der Amphipoden hinzuweisen. Bei *Orchestia*, wo die Anlage mesodermaler Organe zum Teil vom Ektoderm, zum Teil vom Entoderm aus erfolgt und ein eigentliches mittleres Blatt gar nicht existiert, kann auch weder von Enterocoelie noch von Coelom die Rede sein. Desgleichen bei anderen Gamariden, wo durch gesonderte Ausstülpungen der Darmanlage, der Muskulatur, der Gelenke, in die vermeintlich primäre Leibeshöhle verschiedene Recessus abgegeben werden.*) Nicht anders verhält es sich mit dem Lakunom der Hexapoden, obwohl dieselben nach Haeckels Auffassung (**15**, p. 690ff.) echte Enterocoelier sind, bei denen die Coelomsäcke als Ausstülpung in der hinteren Partie des Archenterons entstehen und in den Coelothelien alle wichtigen Mesodermorgane liefern. Einer derart unwahren und phantastischen Auslegung liesse sich eine Reihe anderer an die Seite stellen. Die Behauptung, dass die Insekten Neurocoelier seien, deren Coelomsäcke von der primordialen Neuralrinne herkommen, würde an Willkürlichkeit und Oberflächlichkeit der Interpretation die Aussage Haeckels keineswegs übertreffen. Das Verhältnis der, ausser den Nephridien, wichtigsten Organe, des Blutgefässsystems und der Gonaden zu den Hohlräumen des Körpers kann sich bei Arthropoden in verschiedener Weise gestalten. Das Verhältnis der Gonaden dürfte durch zwei Endglieder einer langen Kette am grellsten illustriert sein, durch Peripatiden, die primär einfachsten und die Tardigraden, die sekundär am meisten vereinfachten Vertreter des Kreises: bei jenen hat man die Gonadenröhrchen als subkordial gelegene bilaterale Derivate von Coelomsäckchen gewisser Segmente erkannt, bei diesen entstehen sie als ein unpaarer Blindsack des Darmes. Wenn die beiden Sexualanlagen ein trichterförmiges Coelostom entwickeln würden und ihre Coelodukte mit Nephridien in Verbindung stünden, wären solche Nephromixien (im Sinne Goodrich-Ray Lankesters) miteinander homologisierbar? Bezüglich der Kreislauforgane sei hier an Myriopöden erinnert, wo die Vasoblasten der Seitenarterien dissepimental liegen und sowohl das Herz als das Subintestinalgefäss aus dem Coelom entstehen; die sekundäre Leibeshöhle wäre hier lediglich in den Blutgefässen erhalten. Wenn man aber dieses Verhältnis mit der Morphogenie der Insekten, der Tunikaten oder der Wirbeltiere vergleicht, wird man wohl die Grösse der thatsächlichen Unterschiede schätzen lernen. Die Frage, ob der in das Blutgefässsystem aufgenommene Hohlraum primär oder sekundär ist, tritt hier gänzlich zurück.**) Worum es sich bei jedem Organismus handelt, ist die Notwendigkeit Propagationszellen und Exkretstoffe zu produzieren und dieselben aus dem Körper hinauszubefördern, wie auch durch Schaffung eines geeigneten Organsystems eine gleichmässige Ernährung des gesamten Körpers zu unterhalten. Der Angelpunkt für vergleichende Ausblicke ist daher nicht auf dem Gebiete phylogenetischer Morphologie, sondern im Bereiche physiologischer Notwendigkeiten zu finden. Deshalb sehen wir in allen jenen phylogenetischen Versuchen, wo für die Topographie der Ausführungsapparate ein für sämtliche Metazoen geltendes Schema angestrebt wird, eine durchaus verfehlte Hervorkehrung untergeordneter, nebensächlicher, zum Teil völlig irrelevanter Umstände.

*) Della Valle schreibt unter Anderem im XII. Kapitel seines Werkes (**1**, p. 229—246), dass jeder Theoretiker „rischia di vedere non come sono le cose in natura, ma come dovrebbero essere, se la teoria favorita fosse esatta. Si fa presto. Basta vedere una cellula che sporga un poco più in qua o un poco più in là. Tutto divien claro come il sole. La matita, schematizzando ed abbellendo, aggiungendo e togliendo, crea un bel dissegno, a cui si fa dire tutto quello si vuole“ . . .

) Wenn Fleischmann in seinem Lehrbuche der Zoologie (1898, p. 246) schreibt: „Die Leibeshöhle der Mollusken durchzieht die ganze Körpermasse, bildet jedoch selten grössere Räume, sondern ein unregelmässiges System von schmalen Spalten — Spaltleibeshöhle, Schizocoelom. Nur in der dorsalen Körperzone ist sie zu einem weiteren Raume — Herzbeutel oder Perikardialhöhle — erweitert, welcher das Herz umschliesst. Ein anderer Abschnitt des Coeloms dient als Bildungsstätte der Geschlechtszellen — Gonadenraum — die ebenso wie bei den Würmern und Wirbeltieren aus Wandzellen der Leibeshöhle entstehen“, oder über Cephalopoden (p. 256): „Das Blut fliesst durch die Spalten der Leibeshöhle, teilweise sogar durch geschlossene Bahnen, Arterien, Kapillaren und Venen“, — so sind die Ausrufungszeichen, mit welchen Ziegler (3**, p. 35, 44) diese Darstellung wegen der mangelnden Betonung des Gegensatzes zwischen primärer und sekundärer Leibeshöhle glossiert, kaum sehr berechtigt, obwohl anderseits die von Grobben gegebene Darstellung der Leibeshöhle der Cephalopoden unbeanstandet bleiben kann.

Hierin liegt auch der Grund, warum die Coelomtheorie in konkreter Durchführung keine befriedigenden Resultate zeitigen konnte. Gerade diese Theorie, wie kaum eine zweite, zeigt uns auf das deutlichste, dass die Keimblätterlehre die vergleichende Forschung auf falsche Fährten gelenkt hat. Man kommt weder in phylogenetischer noch in taxonomischer Richtung zu irgend welcher theoretischen Erkenntnis. Weder der Begriff der Coelomula als Larventypus, noch der irrtümliche Vergleich Kleinenbergs jugendlicher Trochophorastadien mit Coelenteraten (Medusen), noch die Betonung des apocoelen Charakters vieler Zygoneurenlarven konnten eine einheitliche Basis für die Betrachtung verschaffen. Chaetognathen, Brachiopoden, Acranier, alles das sind lauter Belege für den polyphyletischen Ursprung der Coelomtaschen. Ein darauf hin gegründetes System zeitigt solche Kuriosa, wie die vollständige Trennung der Bryozoen in protocoele Entoprokten und deuterocoele Ektoprokten. Gerade aus dem Beispiel der Bryozoen wird es ersichtlich, dass keine von der Keimblätterlehre ausgehende Theorie für die Auffindung des Angestammten, von den Ahnen Vererbten wegweisende Anhaltspunkte zu bieten vermag. In einer jeden Tiergruppe ist die Leibeshöhle physiologisch verschieden abgestuft (vgl. Taf. VI. Fig. 15, 19, 26 . . .) und es gilt von ihr dasselbe, was auch die Darmbildung und alle anderen Organe betrifft. Hoch differenzierte Sinnesorgane, Augen mit guter Dioptrik, Leuchtorgane, Atmungsplatten, kann die Natur in jeder beliebigen, kaum phylogenetisch prädestinierten Körpergegend, an Mantelrändern, an Extremitäten, an Rumpfsegmenten zur Entwickelung bringen. Im Bedarfsfalle können sich ausgesprochene Epigonen hochdifferenzierter Tiere aus endogastralen Organismen sogar in pflanzenähnliche Exogastraeen verwandeln, wie wir das an kentrochonen Gebilden der Rhizocephalen beobachten.

Nicht zuletzt liefern auch die Ergebnisse der experimentellen Forschung schlagende Argumente für die Richtigkeit unserer Betrachtungsweise. Künstlich hervorgerufene Exogastrulae der Echiniden sind gewissermassen Resultat des nämlichen Experimentes, welches die Natur mit Rhizocephalen selbst ausgeführt hat und dadurch, dass das Experiment lebensunfähige Abnormitäten hervorruft, wird die Giltigkeit dieser Erkenntnis nicht im mindesten beeinträchtigt. Direkten Bezug auf die Bildung des Deuterocoels nehmen besonders die von Driesch (3, p. 180) an Asteriden ausgeführten Experimente. Nach entsprechenden operativen Eingriffen wurden die Tiere dazu gebracht, ihre Coelomsäcke aus ganz verschiedenen Partien ihrer Gewebe zu entwickeln, als es sonst in der normalen Ontogenie der Fall ist.

XI. Abschnitt.

Zurückweisung der Keimblättertheorie.

Angesichts des grossen Thatsachengebietes, welches Gegenstand unserer analytischen Untersuchungen in diesem Kapitel gewesen, konnten wir natürlich nicht alles verdienstliche, bedeutungsvolle und alles irrtümliche, was die Litteratur enthält, berücksichtigen oder bekämpfen. Auch von dem, was herangezogen wurde, würde sicherlich so manche Angabe einer Korrektur bedürfen. Doch glauben wir, dass unser Endergebnis etwaigen derartigen Bemängelungen Stand halten wird. Unserem Beweismateriale können wir auch alle jene fremden Erörterungen angliedern, auf die wir den Leser im Texte ausdrücklich aufmerksam machen. Wir wissen nun, wie sehr die thatsächlichen Befunde von dem, was die Keimblätterlehre behauptet oder verspricht, abweichen. Von den vier Gesichtspunkten, von denen aus man die Teile der Organismen vergleichend behandeln kann, sichert weder der morphologische, noch der histologische, noch der physiologische, noch der organogenetische dem Begriffe der Keimblätter eine einheitliche Charakteristik.

Den morphologischen Standpunkt anlangend, versuchte man die drei Urblasten durch ihre primordiale Lage im Keime zu bestimmen. Wir haben gesehen, dass das gegenseitige Lageverhältnis derselben alle möglichen Kombinationen erschöpft und zu vollständiger Verwirrung führen würde: wir müssten Darm mit Muskulatur, Muskulatur mit Nervensystem homologisieren. Ausserdem würden wir weitgehendste Differenzen unter nahe verwandten Tieren, auffallende Übereinstimmungen unter heterophyletischen anzunehmen haben.

Man hat behauptet, die Keimblätter seien histologisch charakterisiert, das eine als Hautsinnesblatt, das zweite als Darmdrüsenblatt, das dritte, welches unter anderem das Bindegewebe, das Blutgefässsystem und die Muskulatur liefert, als Darmfaserblatt und Hautmuskelblatt, — und dass ihr histologischer Sondercharakter im Laufe der Stammesentwickelung ausgezüchtet wurde. Wir haben mehrfache Gelegenheit gehabt uns zu überzeugen, dass der aus den wirklichen Verhältnissen herausgelesene histogenetische Stammbaum nicht nur dem theoretischen Schema widersprechen, sondern ebenfalls zur heillosesten Verwirrung führen müsste. Die Keimblätter sind histologisch in keiner Weise prädisponiert. Es ist unmöglich, histologische Bezirke an ihnen abzugrenzen. Der äussere Neuromuskelring und der innere Mesenchymochordalring, die nach Castle für Chordaten eine so eminente Bedeutung haben würden, sind von ihrer Umgebung nicht zu unterscheiden: Seeliger sagt, das „einzig Auffallende" an der Sache sei die Ähnlichkeit der Muskelringzellen mit Ektomeren, es sei aber dennoch nachzuforschen, ob sie sich nicht schliesslich als Entomeren erweisen würden. Das „einzig Auffallende" ist hier leider die Hauptsache.

Die Keimblätter hat man auch physiologisch, als primordiale Organe aufgefasst, obschon funktionelle Gleichwertigkeit zumeist als Analogie, nicht als Homologie bezeichnet wird. Der Mesoblast wird allerdings häufig als funktionell indifferent betrachtet. Diese Anschauung können wir nicht teilen. Erstens giebt es auch im jüngsten Entwickelungsstadium kaum eine Blastomere oder Zellgruppe, die nicht irgendwie in den Haushalt des jungen Organismus aktiv eingeschaltet wäre und die Annahme physiologisch indifferenter Zellen wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat, zweitens — und dies ergiebt sich aus dem ersteren — muss die physiologische Thätigkeit der Bestandteile unendlich variieren, angesichts der unerschöpflichen Mannigfaltigkeit in der virtuellen und zeitlichen Ausbildung der Organe. Die Kategorien der primären und sekundären Keimblätter erschöpfen diese Mannigfaltigkeit nicht im geringsten. Die physiologische Funktion des Entoblasts bei embolischen und massiven (Sterro-) Gastrulis ist sehr verschieden: das Entomesoderm der Plathelminthen, acoeler Turbellarien oder der Nematoden (nach A. Schneider) besitzt in jeder Gruppe eine eigene Charakteristik. Jedes Keimepithel scheint befähigt zu sein, sämtliche Funktionen zu übernehmen, wie denn in jeder Blastomere eine physiologische Lebenseinheit gegeben ist. Wir haben Organismen kennen gelernt, bei denen der Entoblast, anfänglich das alleinige Keimblatt, als Blastoderm fungiert, und solche, die anfangs ausschliesslich aus Ektoderm und aus Mesoderm, welches von jenem geliefert wird, bestehen. Übrigens darf uns die Existenz von Tieren, denen eines von den drei Keimblättern zeitlebens abgeht, nicht verwundern, weil es Keime giebt, welche ohne ein Primordialorgan auskommen und sich entwickeln können, also lebensfähig sind und thatsächlich von den Imaginalstadien anderer Organismen weder geweblich noch physiologisch überholt werden. Nicht umsonst hat Haeckel (6, p. 380) den *Amphioxus* als einen persistierenden „stationär" gewordenen Embryo bezeichnet.

Der vierte mögliche Standpunkt ist der organogenetische, der auf Prospektivität der Keimschichten Bezug nimmt. Delage will Homologie nur dort anerkennen, wo sie sich aus der Embryologie ergiebt. Chun hebt als Inkonsequenz hervor, dass trotz dem für die Keimblätter allgemein anerkannten Kriterium der Lage, bei Homologien dennoch die Entstehung der Organe in erster Linie massgebend ist. Auch das letztere Kriterium führt indessen stets zu irrigen Verallgemeinerungen. Das Mesoderm hat man sehr allgemein genetisch mit Entoderm in Beziehung gebracht. Nach anderen werden die

Mesodermstreifen der Polzellen als echte Primordialorgane entwickelt. Die Ansicht Rabls wurde schon durch Kleinenberg widerlegt, dem sich zum Teil Wilson und Zelinka angeschlossen haben. Mit gleichem Rechte könnte man sich in einer Theorie vollständiger Unabhängigkeit der Mesodermanlage schon bei Urbilaterien versuchen. Dass die Geschlechtszellen, zumeist für das hauptsächlichste Derivat oder für den Ausgangspunkt des mittleren Keimblattes gehalten, eine unabhängige Anlage bilden, zeigt sich am klarsten in jenen Fällen, wo sie trotz der Existenz eines Mesoderms, gesondert im Ektoderm oder im Entoderm entstehen. Nach Perényis Darstellung der epibolisch-embolischen Einfaltung des Blastoderms bei Anuren wird diese Falte nach und nach bis auf den hellen Teil des Keimes verschoben, so dass die betreffenden Bezirke des Blastoderms an die Dorsalseite des Urmundes gelangen und die Organanlagen entstehen aus jenen Teilen der eingefalteten Schichten, die gerade zur Zeit der organogenetischen Entwickelungsperiode in die obere, mittlere oder untere Partie des nunmehr dreimal geknickten Gewebes zu liegen kommen. Wenn die von His gegründete und im Laufe der Zeit so vielfach modifizierte Parablastlehre, welche die Anlage des Bindegewebes in den Nährdotter und Derivate fremder Zellkerne verlegt, das Richtige trifft, so wäre der Unterschied zwischen dem echten Mesodermgewebe der Wirbeltiere und des *Amphioxus* ein fundamentaler. Selbst im Bereiche einzelner Typen, Klassen und noch engerer Gruppen ist die Entstehung des Konnektivgewebes, der Blutgefässe, der Gonaden u. s. w. nirgends durch irgendwie ausgeprägte Individualität der Keimblätter gebunden. Es wäre überflüssig, Fälle von schlagender Beweiskraft an dieser Stelle nochmals anzuführen. Angesichts derartiger „Anarchie“ in der Morphogenese werden die Bezeichnungen der Keimschichten als primäre oder sekundäre Keimblätter (Ektoblast — Ektoderm u. dgl.) nur von dem Zeitpunkte abhängig, wann die entsprechenden Differenzierungen in den embryonalen Geweben vor sich gehen. Deswegen ist es ein nicht minder willkürliches Beginnen, in der Blastomerenvermehrung mit Haeckel und Waldeyer zwei Entwickelungsstufen, eine primäre mit der Anlage der Keimblätter schliessende Furchung und eine sekundäre, z. B. die Blutbildung und das Bindegewebe betreffende Furchung des Restes nicht differenzierter Embryonalzellen zu unterscheiden, oder überhaupt zwischen der Furchung als — man könnte sagen — rein quantitativer Zerlegung des Aufbaumateriales in Zellen und der eigentlichen Morphogenese eine Grenze zu ziehen versuchen. Es giebt keine Keimblatteinheiten, die zwischen den ersten Anfang der Eientwickelung und den ersten Anfang der Organdifferenzierungen eingeschaltet werden könnten; ebenso giebt es für den Beginn der Organogenese keinen festgesetzten Zeitpunkt. Je nach der phyletisch summierten Natur der Eizelle, je nach den Verhältnissen der zu bildenden Organkomplexe, werden in der notwendigerweise von vorn herein auf Organbildung abzielenden Ontogenie die besonderen Organcharaktere früher oder später für das Auge des Beobachters direkt nachweisbar, sichtbar, doch können sie unter keiner Bedingung fehlen und in die Entwickelung erst im Verlaufe derselben, als ein neues Leitmotiv, einsetzen. Wenn dem so wäre, welche Bedeutung sollten wir dann der „primären“ Furchungsphase zuschreiben? Wo bliebe die Palingenese?*) Nach unserem Ermessen unterliegt es gar keinem Zweifel, dass auch bei Tieren, bei denen die Blastomeren, nach dem experimentell nachgewiesenen Selbstregulationsvermögen zu urteilen, ein totales oder partielles äquipotenzielles System bilden, die organogenetische Entwickelung von der ersten Furchung angefangen fortschreitet und dass die Geschwindigkeit dieses Prozesses für die einzelnen Teile des Keimes in verschiedener Weise durch die Faktoren der Transmutation normiert wird.

Für die Unterschiede in der Leistungsfähigkeit der Keimblätter wird oft der Dotter als unmittelbare Ursache verantwortlich gemacht. In der Wirklichkeit kann hierin nur ein indirekt eingreifender

*) Es ist hoffentlich nicht nötig, des näheren auszuführen, dass sich diese unsere Auffassung, der zufolge jede Ontogenie, von Anfang an, mehr oder weniger auffällig determiniert ist, gar nicht gegen die sogen. Homogeneitätstheorie der Blastomeren wendet. Die Differenzierung ist für uns so viel wie Arbeitsteilung. Durch besondere Umstände kann sich die Arbeitsteilung so gestalten, dass schon die ersten Furchungszellen in ihrer organogenetischen Totipotenz beeinträchtigt werden.

Faktor erblickt werden, weil wir ja Fälle kennen, wo sich die mit Dotter belastete Eigegend vollständig und rascher zerklüftet als rein protoplasmatische Blastomeren. Die Hypothese Rabls, der Unterschied in der Ontogenie der Vertebratenklassen lasse sich aus dem phyletisch zunehmenden oder abnehmenden Dottergehalt des Eies erklären und dieser Vorgang beziehe sich namentlich auf die sekundären und tertiären Verhältnisse bei Amphibien und Säugern, wird durch neueste Befunde an Übergangsformen nicht bestätigt. Während nach Mitsukuri u. A. die holoblastischen Amphibieneiern von meroblastischen Dipnoern abzuleiten wären, haben die Untersuchungen Semons an *Ceratodus* gezeigt, dass die Furchung und Gastrulation dieses Lurchfisches den Amphibien weit näher steht als den Ganoiden, während anderseits die Entwickelung der Amphibieneier stark an ursprünglichste Wirbeltiere, an Cyclostomen erinnert. An anderer Stelle haben wir übrigens bemerkt, dass das Furchungsmaterial von *Rana* und *Petromyzon* infolge ihrer verschieden lokalisierten Einfaltung auch organogenetisch verschiedene Prospektivität haben muss.

Ein allgemein angenommenes Gesetz der Homologie besagt, dass „morphologisch gleichwertige Organe stets aus derselben Anlage, aus demselben Keimblatt" entstehen. Nach Auslassung des Wortes „morphologisch" ist es auch unsere Ansicht, nur dass wir unter Identität der Anlage nicht ein identisches Keimblatt, sondern eine entsprechende, phylogenetisch und physiologisch veranlasste Veranlagung der betreffenden Keimzellen verstehen. Diese Veranlagung ist bei eventuell äusserster Ähnlichkeit von den künstlichen Keimblattbezirken total verschieden, wie auch das Band des Lebens die gesamten Keimteile miteinander verbindet und nicht in einzelne Bezirke gesondert werden kann. Hiermit müssen wir das zu lösende Problem neuerlich auf physiologisches Gebiet verschieben. Wenn wir unter Arthropoden im Bereiche derselben Klasse der Crustaceen das Exkretionsorgan einmal im Mitteldarm, das andere Mal in der grünen Antennendrüse lokalisiert finden, oder wenn im Bereiche derselben Ordnung die Malpighischen Gefässe bei der einen Form*) als proktodaeale Anhänge auftreten, bei Phasmiden dagegen nach Joh. Müller, Joly u. A. sich in zweierlei Blindsäcke differenzieren, von denen die vorderen mit dem Anwachsen des Mitteldarmepithels weit nach vorn auf das Mesenteron verschoben werden, so wird unser allgemeiner Eindruck, die ontogenetischen Prozesse seien zum mindesten ebensowohl durch physiologische als durch morphologische Momente geleitet, zur Gewissheit. Und wenn die Keimzellen je nach der Tierform aus allen drei Keimblättern entstehen können, so werden wir nicht nur das Gesetz organogenetischer Homologie, sondern auch die neulich aufgestellte These, die Organismen der Metazoen seien in ihrem Bau untereinander bis auf die Keimzellen homolog, unbedingt in Abrede stellen, sofern sie auf die Voraussetzungen der Keimblätterlehre gestützt wird.

Physiologische Kontinuität besteht aber auch hier.

Ontogenetischen Vorgängen bei Knospenbildung gegenüber hat man auf die Aufrechterhaltung der Prinzipien der Keimblätterlehre verzichtet. Wir finden hingegen in der Knospenbildung eine Bestätigung unserer Erkenntnis in ihrem vollen Umfange.

Zwischen der Ontogenie aus dem Ei und der Knospenentwickelung herrschen teils weitgehende Differenzen, teils eine namentlich mit Rücksicht auf das Endresultat und auf spezielle Organbildung überraschende Übereinstimmung. Morphologisch sind die Organanlagen zumeist sehr verschieden verteilt. Das Ektoderm der Bryozoen erweist sich bei der Knospung als totipotent und wird daher als nicht gleichwertig mit dem Ektoderm anderer Tiere, z. B. der Echinodermen, erklärt; bei *Pedicellina* liefern wandernde Mesenchymzellen das Bindegewebe, die Muskulatur, die Gonaden, während das Entoderm gar keine Rolle spielt; ähnlich ist es bei Loxosomen, *Bugula* und anderen gymnolämen Ektoprokten

*) Ich selbst habe eine *Stenobothrus*art speziell untersucht.

(Seeliger, 2, 4). Unter Ascidien liefert bei der Knospung von *Distaplia* die äussere Blasenwand das ultimäre Ektoderm, während die Anlagen der Nerven und der Hypophyse entodermalen Ursprung nehmen; bei Synascidien entsteht das Entoderm der Knospe aus dem Epithel des Peribranchialsackes des Muttertieres, also aus dem ektodermalen Stomodaeum; ähnlich bei Amaroecien; bei *Pyrosoma* steht die Anlage des Nervensystems und des Peribranchialepithels mit Mesenchym in Verbindung, u. s. f. Alle diese Ermittelungen hat man bei der Alleinherrschaft der Keimblätterlehre unter Ausrufungszeichen aufgenommen, um schliesslich alle solche Fälle, wie die Nervenbildung aus dem Ektoderm u. dgl. als Neubildung zu deuten und für die Knospung andere Gesetze als für einfache Regeneration, wo die „Gleichheit“ der Organanlagen angeblich bewahrt bleibt, zu statuieren. Es würde sich folglich um die Genese der Knospungsfähigkeit und um ihre Beziehung zur Regeneration handeln. Die Ansichten der Theoretiker gehen in dieser Hinsicht auseinander. Einerseits will man die Knospung auf das primordiale Teilungsvermögen der Organismen zurückführen, anderseits hält man sie aber für zur Norm erhobene und in dieser Gestalt erblich gewordene Regeneration (Lang, Kennel). In einer anderen Richtung bemühte man sich, die soeben erwähnte Übereinstimmung in der Entwickelung aus der Knospe und aus der Eizelle, wofür die Keimblätterlehre selbstverständlich kein Erklärungsmotiv finden konnte, unserem Verständnis näher zu rücken. So hat Weismann zu der höchst unwahrscheinlichen Hypothese gegriffen, die Knospe entwickele sich bei Metazoen aus einer Propagationszelle, die sich entweder in ektodermale oder in entodermale Epithelien verirrt hat, richtiger gesprochen, normaler Weise verirrt; auch die bei Anneliden häufigen Teloblasten seien derartige dem Ektoderm beigemengte Entwickelungszellen.

Nach unserer Einsicht kann über das Wesen der Knospungszentren kein Zweifel bestehen. Sowohl die Teilung, die ursprüngliche Architomie, als die Regenerationsfähigkeit sind für uns eine und dieselbe Eigenschaft der Organismen, welche bis auf die Uranfänge des Lebens zurückgeht. Nichtsdestoweniger können wir die Knospung nicht einfach als ungleiche Teilung auffassen, wie es in der letzten Zeit Seeliger (6) gethan hat. Eher als eine besondere, neben der individuellen bestehende Art des Wachstums. Ähnlich hat Wagner diese Erscheinung formuliert; nur scheint uns die von diesem Autor gewählte Bezeichnung „differentielles Wachstum“ nicht besonders passend zu sein. Wir würden hier lieber ein ultraindividuelles von intraindividuellem Wachstum unterscheiden. Teilung ist es nicht, weil hier an dem mütterlichen Organismus eine Neubildung zur Anlage gelangt. Die Knospen werden nur selten von einer einzigen Zelle aus gebildet. In der Regel entstehen sie aus einem Areal, welches umfangreicher oder zellärmer sein, entweder ein einziges Epithel oder mehrere Körperschichten betreffen kann. Die Gegend, wo die Knospung auftritt, ist bei verschiedenen Tiergruppen verschieden, woraus erhellt, dass nicht nur gewisse Ektoderm- und Entodermzellen latent diesbezügliche Prospektivität besitzen, sondern dass sich diese Fähigkeit als angestammte Eigenschaft auf sämtliche Körperzellen erstreckt. Man braucht keinen Gegensatz zwischen den gewöhnlichen somatischen Zellen und den Zellen der Knospungszone anzunehmen. Die Faktoren der Transmutation entscheiden über das Mass, die Art und den Zeitpunkt, wann und wo jene immanente Fähigkeit aktiviert werden soll. Auch braucht man den Mutterboden der Knospe für kein indifferentes Zellenmaterial zu halten. Bei jeder Knospung ist die Arbeitsteilung unter den nachwachsenden Geweben je nach der Tierart verschieden. Für den Verlauf der Knospenentwickelung sind dieselben Momente entscheidend, als die für die Eifurchung genannten; also vornehmlich die physiologischen Bedürfnisse der Organisation und die in jedem Fall verschiedene spezielle Veranlagung der Knospungszone. Da kann es sich ereignen, dass die Entwickelung der einzelnen Organe im Ei und in der Knospe sehr ähnlich sein wird, z. B. bei vielen Cnidariern, oder kaum einen gemeinsamen Zug aufzuweisen hat, wie es übrigens bei Ontogenien ganz nahe verwandter Tiere vorzukommen pflegt. Würde hingegen die Ontogenie der Metazoenkeime ansonst nur nach der Richtschnur gastraealer Phylogenie unter Bildung von atavistischen oder heredivén Primordialorganen u. dgl. verlaufen, so würde uns für die Erklärung der Knospenentwickelung thatsächlich jede Möglichkeit abgehen.

Es sei schliesslich bemerkt, dass die mit der Regeneration zusammenhängende Fähigkeit ultraindividuellen Wachstums, man könnte auch allgemeiner sagen, die Entwickelungsfähigkeit nicht nur bei allen jenen Experimenten. welche auf Verlagerung, Desorientierung oder Verstümmelung des Furchungsmateriales abzielen, sondern höchst wahrscheinlich in jedem konkreten Falle der Entwickelung (id e. normaler Entwickelung) mehr oder weniger zur Bethätigung gelangt. In jeder konkreten Entwickelung wird es kaum ohne gewisse, wenn auch minimale und für uns mitunter kaum direkt nachweisbare, individuelle Abweichungen von dem idealen Durchschnittstypus hergehen; die Folge davon aber ist, dass sich hier diese, dort jene Blastomeren oder sogar Gewebsteile etwas verschieden zu verhalten haben werden, als bei den übrigen Individuen; selbst das wäre aber schwer möglich, wenn jede Zelleinheit an ihre phyletisch bestimmte Keimbahn gebunden wäre.

Das Nämliche gilt auch von der Regeneration. Man hat unrichtig behauptet, ein Keimblatt könne bei Regenerationsprozessen nur sich selbst nachbilden. Diese Prozesse sind ebenfalls an keine Keimblatteinheiten gebunden. Die Faktoren der Descendenz haben auch hier bei der Regulation der allgemein vorhandenen Entwickelungsfähigkeit für die Festigung des bequemsten und ökonomischesten Entwickelungsmodus gesorgt. So kommt es, dass in der Mehrzahl der Fälle, bei Regeneration verloren gegangener Gliedmassen oder des Schwanzes Muskeln aus Muskeln und Knochen aus Knochen neugebildet werden. Es wird aber des öfteren ein anderes Gewebe herangezogen; als Beispiel möge die Regeneration des Nervensystems bei Ophiuriden aus dem Nervengewebe und aus dem anstossenden Ektodermepithel (nach Davidoff) angeführt werden. Bei derartigen Vorgängen könnte man noch immer zu Gunsten der Keimblatteinheiten den Umstand geltend machen, dass das regenerierte Organ von demjenigen Keimblatte nachgeliefert wird, dessen Derivat es bei der Ontogenie gewesen ist; es würde hier demnach ein potenziell weniger differenziertes Epithel ein schärfer differenziertes Gewebe durch eine Art von Postgeneration nachliefern. Es kommt jedoch ebenso häufig vor, dass im Gegensatze zur embryonalen Entwickelung ektodermale Teile aus dem Entoderm, mesodermale aus dem Ektoderm regeneriert werden; das letztere insbesondere bei Ringelwürmern. Wir selbst haben Gelegenheit gehabt, fremde Angaben über die Neubildung der Muskulatur aus dem Ektoderm an kleinen, zerschnittenen, marinen Anneliden, die im Aquarium mit Leichtigkeit regenerierten, zu bestätigen.

Wenn bei der ektodermalen Mitteldarmanlage aus dem Vor- und Hinterdarm bei Insekten der Sachverhalt dahin erklärt wird, dass sich am Grunde der beiden Ektodermeinstülpungen latente Entodermzentren befinden, oder wenn man sich bei Beurteilung der Keimblätterbildung bei *Amphioxus* zu der Aussage versteigt, das peristomale Mesoderm desselben sei „so stark reduziert, dass es thatsächlich nicht zu erkennen ist, beziehungsweise völlig fehlt“, so wird man bei Neubildung mesodermaler Derivate aus dem Ektoderm — und dies nach zufälligen Verletzungen — wohl schwerlich zur Annahme verirrter Blastomeren oder latenter Mesodermzentren seine Zuflucht nehmen, zumal man phyletisch die Entstehung des Mesoderms mit dem Archenteron zu verbinden pflegt.

Wenn man zum Schlusse die Reihe systematisch geordneter Entwickelungsstadien auf der VI. Tafel, wo die Keimblätter in der herkömmlichen Weise bezeichnet wurden, überblickt und mit den wirklichen Verhältnissen vergleicht, dann sieht man ein, dass diese Kategorien selbst bei einfachen morphogenetischen Prozessen, sei es bei Knospen- oder bei Eientwickelung das Verständnis erschweren müssen. Obwohl wir nicht, wie Eisig, die Entfaltung der Keimblätterlehre in den sechziger Jahren selbst erlebt haben, so haben wir diese Lehre dennoch eingehend genug analysiert, um zu erkennen, dass sie keinen Orientierungswert mehr haben kann. Sie wird übrigens durch ihr eigenstes und hauptsächlichstes Ergebnis gerichtet: am Leitfaden dieses Theorems, wurden Gebilde, wie Mund, After und der neureuterische Kanal miteinander „homologisiert“! So ergiebt sich für uns der Vorwurf Eisigs, diese Theorie finde in tausend Fällen ihre Bestätigung, die Gegner aber griffen nichtssagende, isolierte

Ausnahmefälle heraus, als durchaus unbegründet. Es kann uns auch ein Vorwurf „des Pessimismus und der Verirrung" nicht treffen. Es ist nicht Kurzsichtigkeit inmitten einer Unmenge von Thatsachen, die uns zur Opposition gedrängt hat. Wir wollen nur nicht die Klüfte der Erfahrung willkürlich überspringen oder dieselben anders als am Leitfaden der Analogie mit den Thatsachen der Beobachtung überbrücken. Die Lehre von den Keimblättern hat es in gleicher Weise wie die Gastraeatheorie verschuldet, dass eine Anzahl zutreffender und fördernder Gedanken abseits vom Hauptwege der Forschung liegen geblieben ist und dass mit der fortschreitenden Vervollkommnung der Beobachtungsmittel die Zahl der Streitprobleme in ungebührender Weise zugenommen hat. Der Probleme giebt es indessen sicherlich nicht so viel. Einem schlechten Mathematiker gilt jede zur Lösung vorgelegte Gleichung für ein Problem; sobald er das Wesen derselben verstehen lernt, lösen sich die vermeintlichen Rätsel von selbst auf.

Es wird glücklicherweise den geltenden Prinzipien der Vergleichung der Boden immer mehr und mehr entzogen. Mit Recht sagt Heider, die Homologie der Keimblätter „gelte mehr als Axiom denn als erwiesenes Gesetz" (2, p. 727). Wenn aber Heider einen zwischen topographischer und organogenetischer Homologisierung vermittelnden Standpunkt vorschlägt und jedes Entoderm mit dem Entoderm der Hydroidpolypen homologisiert, gleichzeitig aber bemerkt, das Entoderm wäre schon bei Hydroiden sehr verschieden, so hat er damit zur Erklärung der Gegensätze und zur Verwendbarkeit des Keimblattbegriffes das Wenigste beigetragen.

Denn, was ist ein Keimblatt? Ist es ein Epithel oder eine Gruppe embryonalen Gewebes? Ist es eine histologisch charakterisierte Gewebsart oder eine organogenetisch gleichwertige Körperschicht, oder ein Primordialorgan, dessen Lage, Gestalt und Funktion im Wechsel der Metazoenformen unverändert bleibt?

Es ist weder das eine, noch das andere, noch das dritte. Das begriffliche Kunstprodukt zerbröckelt unter der Hand.

Fünftes Kapitel.

Zur Methodologie der vergleichenden Forschung.

XII. Abschnitt.

Zur Charakteristik morphogenetischer Prozesse.

Orientierungsbegriffe sind in der Wissenschaft nicht nur zulässig, sondern auch nützlich. Sie können entweder rein fiktiv, als willkürlich gedachte Behelfe gefasst sein oder zum Gegenstand von Hypothesen gemacht werden, wobei man ihre Übereinstimmung mit der Wirklichkeit für wahrscheinlich hält. Fiktiver oder hypothetischer Begriffe bedient man sich bei Lösung von Problemen. Bei Problemen wird nach den Ursachen der Erscheinungen gesucht.

Bei dem grossen Probleme der Entwickelung tierischer Formen hat man morphologisch erdachte Orientierungsbegriffe zu Hilfe gezogen. An der Hand der konstruierten Begriffe war man bemüht, die Form aus der Form und durch die Form zu erklären. Dann aber wollte die Sache nicht gelingen, und gedanklich konnte man nichts erklären. Die Hilfsbegriffe waren nicht richtig gewählt und auch die Problemstellung war unrichtig.

Deshalb bestand unsere Aufgabe zunächst im Zerstören. Wir befinden uns auf einem Schlachtfelde. Es mag dahingestellt sein, ob wir die Schlacht gewonnen haben. Aber Thatsache ist es, dass die Hälfte unserer Gegner schon längst erschöpft und durch innere Streitigkeiten gelähmt ist. Man sieht nur noch selten Anführer, die sich mit einem neuen theoretischen Entwurf hinauswagen würden. Neben der alten Gastraealehre begegnen wir noch einer neuen Mesodermtheorie, und eine Schaar von Nachzüglern scheint denselben mehr aus Gewohnheit als im Siegesbewusstsein zu folgen.

Jede Wissenschaft kann nach ihrem Ausgangspunkt und Endpunkt, nach ihren Prinzipien und ihrem Ziel charakterisiert werden; diesen müssen sich auch ihre Methoden anpassen. Das Ziel unserer Forschung besteht in einer möglichst eindeutigen Erklärung der Form, als einer Eigenschaft oder Akcidenz des Lebens; man will die Formenreihe nicht nur kennen, sondern auch erkennen, d. i. ihr Wesen verstehen. Die Lebewesen hat man morphologisch meistens in einer Weise betrachtet, als ob es sich nicht um Lebenseinheiten, sondern um Blasen, Walzen und Platten handeln würde, welche sich wie Kautschuk ausdehnen und zusammenziehen, oder wie trockenes Holz sich mit Wasser imbibieren, werfen und zu embolischen Einfaltungen etc. führen. Und wie man künstliche Amöben anzufertigen weiss, die sich bewegen, fortkriechen, teilen, und nur eines nicht thun, nicht leben, so hat man gehofft, von Schemen aus zu Modellen zu gelangen, welche den Hergang der Entwickelung vom Einfachen zum Komplizierten wiederholen würden. Wenn uns auch eine Kautschukblase gewisse morphogenetische Prozesse thatsächlich nachmachen würde, so wäre es immerhin eine höchst einseitige Nachahmung von Äusserlichkeiten eines Geschehens, welches ontogenetische Entwickelung bedeutet. Entwickelung aber ist das Leben selbst. Gestalt hängt mit Funktion zusammen. Ihre Prozesse müssen physiologisch

analysiert sein, um erkannt zu werden. Ohne Physiologie ist kein morphologisches Verständnis möglich. Morphologische Methoden müssen mit physiologischen kombiniert werden. Dort, wo uns die Natur im normalen Geschehen keine genügende Auskunft bietet, muss man sie mittels physiologisch-morphogenetischer Experimente befragen.

Auch nach vorgenommener Änderung der Methoden wird man zu entsprechend formulierten, orientierenden Hilfsbegriffen greifen müssen, die ebenfalls lediglich auf temporäre Wahrscheinlichkeit, nicht aber feststehende Wahrheit, Anspruch haben können. Ihr heuristischer Wert kann bei der Ermittelung der Thatsachen des Geschehens gross sein, sie selbst sind aber niemals streng adäquat, sondern lediglich ein mehr oder weniger gelungener Ausdruck für unsere jedesmalige Kenntnis. Die Begriffe sind eben, wie Eucken sagen würde, nichts anderes als Spiegel ihrer Zeit. Sie müssten stets durch neuere, vervollkommnete ersetzt werden. Es ist ein bleibendes Verdienst Darwins, Haeckels, Weismanns u. A., brauchbare Hilfsbegriffe in die Wissenschaft eingeführt zu haben. Unter ihnen war Darwin ein grosser Forscher und Denker, Haeckel der grosse Sprecher. Seine Verdienste sind bleibend, während die von ihm eingeführten Begriffe bloss von temporärem vorübergehenden Werte gewesen sind. Dies ist natürlich keine Schuld ihres Verfassers, es lag vielmehr im Wesen solcher Begriffe. Die Schuld Haeckels besteht lediglich darin, an den geschaffenen Hilfsmitteln über die Zeit ihrer Anwendbarkeit hinaus festgehalten zu haben, anstatt die Begriffe umzuformen oder zu geeignetem Zeitpunkt aufzugeben. Sein Verdienst kann durch das negative Ergebnis unserer Untersuchungen nicht geschmälert werden. Für die Grösse seines Lebenswerkes spricht am eindringlichsten der Umstand, dass wir bei Erörterung grundlegender Probleme, welche die tiefste und weitblickendste Kenntnis biologischer Gegenstände erheischen, fortwährend den Namen Haeckels zu nennen hatten.

Der Entwickelungsgang der vergleichend zoologischen Forschung ist nicht ohne Analogie. Stets war man bestrebt, über das Bekannte mit theoretischer Konzeption hinauszueilen. Kopernikus ohne Teleskop und Darwin ohne den Behelf moderner Mikroskopie gingen dem unmittelbar zu ergründenden Nachweis voraus. Stets wird ein Faktor unter vielen begünstigt, um die Ergebnisse der künftigen Erfahrung zu erraten. Deshalb muss sich auch die Forschung bei dem stetigen Suchen im Dunkeln, anstatt in gerader Richtung, auf Zickzackwegen fortbewegen. Wenn die vorliegenden Untersuchungen das Geringste dazu beitragen würden, dass sich unsere Wissenschaft nicht zu lange auf einem aussichtslosen Seitenwege aufhalte, dann wäre auch ihnen ein Verdienst nicht abzusprechen.

Wir befinden uns indessen unter Trümmern und man wird uns füglich zurufen: was nun? Sollen Theorien, die sich ausgelebt haben, durch neue ersetzt werden? Es ist bezeichnend, dass vor Theorien zumeist die Theoretiker selbst warnen; so E. Mach (1). Die Theorien können aber für die Wissenschaft nur dann verhängnisvoll werden, wenn man ihnen mehr vertraut und ihren Inhalt für realer hält als die Thatsachen selbst.*) Philosophierende Gedanken sind insofern nötig, als sie zur Klärung der Ansichten beitragen können. Es ist vor unbegründeten Voraussetzungen zu warnen, welche selbst einigermassen philosophischen Ursprungs, die vorurteilslose Untersuchung beeinträchtigen könnten. Sie wirken hemmend auf den Fortschritt. Das Forschungsgebiet ist vor allem von solchen hemmenden Trümmern zu säubern. Die meisten Formulierungen Haeckels sind zu ähnlich starren Dogmen geworden, als welche er die Aufstellungen der hinter ihm liegenden Epoche, z. B. den Begriff der Art, bekämpfte. Alte Irrtümer müssen bekanntlich unschädlich gemacht werden, will man neuen Wahrheiten die Wege bahnen. Eine richtige Fassung unserer Probleme ist besonders schwierig. Bevor wir an diese Aufgabe herantreten und ein Arbeitsprogramm aufstellen, müssen wir rückblickend die Thatsachen oder stark motivierte Wahrscheinlichkeiten, die uns übrig geblieben sind, überschauen.

*) Vgl. Lotze, System der Philosophie, Leipzig 1879, II. Teil.

Was zunächst die Eizelle selbst anbelangt, gewinnen wir immer mehr die Überzeugung, dass ihr Bau auf verhältnismässig einfachen Strukturen beruht. Wie die Untersuchungen Boveris u. A. ergaben, besteht diese Struktur im wesentlichen in einer polaren Verteilung proto- und deutoplastischer Substanzen des Zellleibes und macht die Zelle zu einem mindestens monaxonen, heteropolen Gebilde. Es giebt keine komplizierten und einfach gebauten Eier. Das Ei des *Amphioxus* ist nicht einfacher gebaut als ein Ascidien- oder Wirbeltierei. Die polare Schichtung des Eiinhaltes lässt ferner darauf schliessen, dass die Gestalt des Eies auf die Gestalt und Beschaffenheit des Keimes neben dem Kerne mitbestimmend einwirkt. Nach Driesch und Haacke ist namentlich die spezifische Form, in welcher die morphogenetischen Prozesse verlaufen, von der Eistruktur abhängig. Bei mangelnder Präzisierung der zwischen dem Kern und dem Zellkörper bestehenden Wechselbezüge, können wir vorläufig annehmen, dass sich im Kerne die hauptsächlichsten Faktoren der Ontogenie vereinigen, während der Zellkörper den Grad und den Rhythmus ihrer Aktivierung beeinflusst und auf die Symmetrie der Entwickelung regulierend einwirkt. Mit anderen Worten, wird hierbei angenommen, dass die keinem Organismus abgehende Fähigkeit der — typischen oder atypischen — Selbstregulation in der — in erster Linie vielleicht topographischen Beschaffenheit des Eizellkörpers einen substanziellen Ausdruck findet.

Über das innere Verhalten der Eizelle bei der Entwickelung müssen wir uns, unter Verzicht auf eingehende Motivierung, auf eine kurz gefasste Darstellung unserer Anschauungen beschränken, weil diese Gegenstände, obwohl sie für die Auffassung der Morphogenie eigentlich den Ausschlag geben, bis jetzt von sämtlichen morphogenetischen Theorien ignoriert und als besondere Fragen behandelt zu werden pflegen, zu einer gründlicheren Motivierung aber einen grösseren Apparat von analytischen Voruntersuchungen verlangen würden als die hier erörterten unmittelbar morphogenetischen Vorgänge selbst. Deshalb sind unsere sämtlichen, in diesem Abschnitt gebrachten Aufstellungen, als subjektive Voraussetzungen zu betrachten, selbst dort, wo sich der Grad ihrer Wahrscheinlichkeit für den Verfasser selbst bis zur Gewissheit erhebt. Eine derartige Einschränkung der wissenschaftlichen Giltigkeit dürfte, nebenbei bemerkt, bei jedem Theoretisieren hervorgehoben werden, wenn zwischen Wissen und Wähnen, Thatsache und Überzeugung, überhaupt eine Grenze erhalten werden soll.

An Epigenese glauben wir nicht. Wir vermögen es nicht, uns einen Einfluss äusserer Existenzbedingungen, also auch der Blastomeren auf einander in der Weise vorzustellen, dass sich daraus neue Merkmale, als Komplikationen und Eigentümlichkeiten der Morphogenese ergeben würden. Chemie und Physik können vielmehr — stets nach unserer subjektiven Überzeugung, da wir auf die Beweisführung selbst verzichten — nur etwas beeinflussen, was im Ei schon da ist, was durch die von aussen herantretenden Faktoren zu virtueller Bethätigung gebracht und in seiner Reaktion quantitativ und qualitativ modifiziert aber nicht neu erschaffen werden kann. Wenn eine Blastula im Seewasser embolisch gastruliert, dagegen im Lithium-haltigen Wasser Herbsts (**1, 2**) einen Exogaster ohne Stomodaeum zur Entwickelung bringt, um schliesslich vollständig in einen umgekehrt gebauten Urdarm verwandelt zu werden, so wirkt hier zwar der veränderte osmotische Druck und das qualitativ andere Salzgemisch auf den Keim umbildend, es ist aber weder der Exogaster noch das Stomodaeum als ein morphologisches Ergebnis der Einwirkung dieser oder jener chemischen Substanz anzusehen. Dasselbe gilt von physikalischen Experimenten. Bei 30° C. wird eine Exogastrula gebildet; nachher kommt die Entodermanlage zum Schwunde und es resultiert eine anenterische Echinidenlarve (Driesch, **2**, p. 224). Der Reiz, welchen anwachsende Skelettnadeln auf die Haut einer Echinidenlarve ausüben, veranlasst die Ausbildung von Armen und macht die Larve zu einem Pluteus. In beiden Fällen werden immanente Fähigkeiten aktiviert.

Für einen Ausdruck durch das Leben veranlasster Zustände halten wir auch den Rhythmus und das Tempo, in welchem die Einzelprozesse in der Ontogenie sich abwickeln. Sowohl der Rhythmus als das Tempo können sehr leicht Abänderungen erfahren. Beide gehören zu den wesentlichsten Be-

dingungen der Gestaltung. Die Furchungsbilder und mit ihnen auch die Gestalt der Larve selbst hängen zum grossen Teil von der Schnelligkeit ab, mit welcher einzelne Blastomeren ihre Teilungen nachfolgen lassen. Innere Zustände veranlassen die Zellen hier zu einer beschleunigten Vermehrung, dort zur Ruhe. Die Ruhepausen betreffen manchmal sämtliche Zellen des Keimes gleichzeitig. Bei *Physa* (Wierzejski, 2) tritt sie z. B. zwischen dem 24- und 28zelligen Stadium ein. Bei anderen Mollusken teilen sich mitunter alle Blastomeren gleichzeitig; dann folgt bei Gasteropoden auf ein 24zelliges unmittelbar ein 48zelliges Stadium; auch habe ich Keimscheiben von Cephalopoden untersucht, wo fast sämtliche Zellen in Teilung begriffen waren. Alle diese Erscheinungen besitzen also für uns von vorn herein keine phylogenetische Bedeutung, obwohl sie gegebenenfalls natürlich auch bei Embryonen der Ahnen auftreten mussten. Wären sie nur eine Folge der Biogenese (palingenetisch), dann würde der Organismus schon längst Mittel gefunden haben, die unnötigen, archaischen Ruhepausen und Verzögerungen aus dem Gange seiner Entwickelung zu eliminieren, wie denn auch wirklich ganze Stadienketten phyletischer Vergangenheit bei so vielen Tieren spurlos eliminiert wurden. Anders verhält es sich dagegen mit einem physiologischen Bedürfnis.

Obwohl der uralte Streit über Epigenese und Präformation in neuester Zeit allmählich versumpfte, wird über das Wesen der Blastomerenteilung noch immer gestritten. Die einen behaupten, dass dem Synkaryon der Eizelle alle Eigenschaften künftiger Descendenten innewohnen, dass sich in der Eizelle, wie Hansemann (1) sagt, sämtliche künftigen Plasmaarten im Gleichgewicht halten; in der Zerlegung derselben und in den „altruistischen" Beziehungen der verschieden qualifizierten Blastomeren zu einander würde das Wesen der Entwickelung bestehen. In der Fassung, die wir in diesem Satze der Entwickelung mit qualitativer Kerndifferenzierung gegeben haben, deckt sie sich nicht mit dem Begriffe einer Mosaikarbeit, wie ihn W. Roux statuiert. Diesen Anschauungen steht die Theorie von der idioplastischen Gleichheit der Blastomeren gegenüber. Die Homogeneitätslehre wurde hauptsächlich experimentell begründet. Das Experiment hat gezeigt, dass das Furchungsmosaik nicht ein Mosaik der prospektiven Potenzen zu sein braucht. Die ersten 16 Zellen des Echinidenkeimes können in Grösse und Aussehen beträchtlich differieren und doch sind sie prospektiv durch keine Differenzierung beschränkt, weil sie sich in jeder beliebigen Anordnung zum Ganzen entwickeln. Eine andere Reihe von Experimenten zeigte, dass auch verstümmeltes, vier- bis sechzehnmal reduziertes Furchungsmaterial im Stande ist, sich zum Ganzen zu entwickeln. Für die theoretischen Aufstellungen der Autoren war zweifellos die Wahl der Tierformen, mit denen sie experimentiert haben, entscheidend. Diejenigen, denen es gelang, Hemi- oder Achtelembryonen aus isolierten Blastomeren zu erzielen, wurden zu Anhängern der erbungleichen Zellteilung, der Heterogeneität der Blastomeren, und erklären die Bildung von ganzen Embryonen aus verstümmeltem Materiale durch Postgeneration (Roux); diejenigen, deren Versuchstiere geeignet waren, aus einzelnen Zellen ganze Larven zu liefern, waren naturgemäss für die Annahme einer epigenetischen Gewebsdifferenzierung aus erbgleichen, totipotenten Blastomeren gewonnen; dort, wo es zunächst zu einer Halbbildung kommt, die erst nach und nach durch Postgeneration zur Ganzbildung wird, wie dies z. B. von Herlitzka (1) bei zwei *Molge*arten beobachtet wurde, liegt nach dieser Anschauung der Grund hierfür nicht im Mangel an Totipotenz, sondern in einer Behinderung durch die abgetötete Eihälfte. O. Hertwig hat die beiden Auffassungsweisen unter die Schlagworte Präformation und Epigenese gebracht, obwohl die einzelnen Hypothesen sich in der Wirklichkeit weit subtiler abschatten. Es giebt ferner Entwickelungstheorien, welche die vermeintlichen Gegensätze auszugleichen suchen, wie die epigenetische Evolutionstheorie von Driesch. Die umfangreiche Litteratur dieses Problems hat zwar keine eindeutige Lösung gegeben, hat jedoch vieles zur Klärung der Begriffe beigetragen und gezeigt, dass die Ansichten, so verschieden sie auch sein mögen, sich nicht ausschliesslich auf eines der Prinzipien beschränken sollten, sondern simultan auf beide zurückzugehen haben. Die Meinungsdifferenzen können sich sodann nur auf den Doppelweg beziehen, welchen die Natur bei der Formenentwickelung einschlägt.

Nach unbefangener, reichlicher Überlegung sind wir zu folgenden Resultaten gekommen. Wir glauben mit Roux, dass die normale individuelle Entwickelung von Anfang an ein System bestimmt gerichteter Vorgänge ist, welches sogar in festen Beziehungen zu den Hauptrichtungen des späteren Embryos verbleibt. Anderseits fügen wir nicht wie Roux hinzu, dass jede von den vier ersten Blastomeren im Stande ist „ein Viertel" des Embryos zu bilden und dass sie es notwendigerweise bildet. Wir ziehen der Entwickelung etwas weitere Grenzen. Wir verlieren eben den phyletischen Ursprung der Metazoen und ihrer Ontogenien nicht aus den Augen; derselbe bestand in fortschreitender Association immer zahlreicherer Generationen von Descendenten einer Mutterzelle, die sämtlich durch Teilung aus der letzteren hervorgegangen sind und virtuell, d. i. prospektiv, mit ihr übereinstimmen müssen. Mit fortschreitender Arbeitsteilung differenziert sich eine jede von ihnen je nach der Aufgabe, welche ihr das Leben im Verband auferlegt; nur wenige von ihnen werden infolge der besonderen, durch das Bundesleben geschaffenen Bedingungen in die Lage versetzt, einen neuen Kormus herauszubilden; der Anlage nach ist aber eine jede von ihnen dazu befähigt. Was sie zu einem geordneten Zusammenspiel veranlasst und eine geordnete Existenz des Zellenstaates bedingt, ist, am einfachsten ausgedrückt, — ihre Vergangenheit. Diese giebt jeder von ihnen eine Variationsmöglichkeit von verschiedener Breite, woraus in weiterer Folge die Selbstregulationsfähigkeit des ganzen Kormus resultiert. Nur auf diese Weise kann man sich die Thatsache erklären, dass die Furchungszellen nach vollständiger Desorientierung die Rollen vertauschen können und sich zum regelrechten Ganzen entwickeln; nicht aber unmittelbar aus dem Abhängigkeitsverhältnis der Zellindividuen voneinander. In diesem Sinne sollte auch der organizistische Standpunkt Whitmanns formuliert werden. Nicht vom Organismus, als solchem, geht die Autoregulation aus, weil der Organismus überhaupt keine reale Existenz besitzt und jede von ihm ausgehende regulatorische Tendenz eine mysteriöse Emanation sein würde. Alle Blastomeren wirken bei der Autoregulation als Emanationszentren; ihr Zusammensein findet hierbei in der sogenannten Korrelation seinen Ausdruck; immerhin ist die Korrelation ein Faktor, den wir selbst aus den Wechselbeziehungen der Zellindividuen herauslesen.

Der Sachverhalt kann durch das Beispiel einer nächsthöheren Einheit, eines Bienenstaates, erläutert werden. Das substanzielle und historische Resultat, zu welchem ein solcher Staat führt, wie die Wabengebilde, die Schicksale des Bienenvolkes u. s. w. ist für den durchschnittlichen Beobachter stets das nämliche. Die Arbeit, welche stets dieses nämliche Resultat liefert, geht jedoch von zahlreichen Zentren, von Individualitäten aus, von denen jede zu der ihr zufallenden Aufgabe durch ihre Vergangenheit prädisponiert erscheint, jedoch nicht nach Art eines Automaten oder eines Rädchens im Automat, am Gängelbande ihrer Vergangenheit stets genau dasselbe verrichtet, in derselben Nacheinanderfolge wie ihre Vorfahren, sondern eine gewisse Handlungsfreiheit von wechselnder Breite ihr Eigen nennt und ihre Handlungen, im Sinne des Intellekts, den durch Zufall gegebenen Umständen anzupassen vermag. Sonst würde ja der Bienenstaat — ebenso wie der Zellenstaat bei erbungleicher Teilung — in kürzester Zeit zu Grunde gehen! Wie die Zellindividuen, sind auch die Bienen untereinander gleich; sind doch die Arbeiter propagativ unthätige Weibchen, welche, wie die somatischen Zellen bei Reparations-, Regenerations- und Regulationsprozessen, im Bedarfsfalle die Propagation besorgen und entwickelungsfähige Eier legen, um den Volksstand zu kräftigen. Auch die Drohnen sind von den übrigen Mitgliedern des Bienenstaates nicht verschieden; sie entwickeln sich parthenogenetisch aus Weibchen, können daher keine Eigenschaft besitzen, welche auch schon dem Weibchen nicht zukommen würde, und liefern gleichzeitig einen schlagenden, aber kaum von irgend einem Zoologen erkannten Beweis für die sekundäre Natur des Gonochorismus.*)

*) Vgl. T. Garbowski, Gedanken über tierische Fortpflanzung. Jena 1902.

Also nur in dem angedeuteten, abschwächenden und erweiternden Sinne gilt der Fundamentalsatz von Driesch: jede Zelle sei die Funktion ihrer Lage. Der Lebensweg der Zellen ist, wie derjenige der Bienen, in erheblicher Mannigfaltigkeit vorgezeichnet. Die Aussenwelt, d. i. eine mitunter plötzlich eintretende Änderung der Lebensverhältnisse, kann nicht unmittelbar, als Ursache, die Individuen qualitativ verändern; sie kann vielmehr nur etwas, was denselben schon innewohnt, zur Entfaltung bringen oder zurückdrängen, während die unmittelbare, kausale Einwirkung nicht anders als in Differentialen von Transmutationssummanden bestehen kann, sich also der direkten Beobachtung vollständig entzieht.

In der Beschaffenheit der Zellen, die den Keim oder die Imago zusammensetzen, können demnach lediglich fakultative, keine prinzipiellen Gegensätze existieren. Dass sich die Zellen in der Anfangssphase der Ontogenie nicht einfach vermehren, um indifferentes Material von Bausteinen für den künftigen Organismus zu liefern, dürfte ebenfalls einleuchten. Die Blastomeren sind vielmehr thätige Bausteine, und zwar eine jede ist auf ihre Art thätig, wie es auch die Bienen selbst dann sind, wenn sie gerade an der Herstellung eines einförmigen Wabengefüges arbeiten. Selbst dort, wo wir eine aus äqualer Furchung resultierende Blastula — „Archiblastula" — vor uns zu haben vermeinen, sind die Rollen der vermeintlichen Homoplastiden, im Hinblick auf die weitere Entwickelung des Keimes, in verschiedener, wenn auch überaus fein abgestufter Weise charakterisiert. Jede Blastomere entwickelt sich notwendigerweise zu einer speziellen Individualität, die nur zeitweilig, bei strenger Radialität oder Bilateralität, in einer anderen ihr Gegenstück finden kann. Die Furchung ohne gleichzeitige Differenzierung ist für uns undenkbar. Deshalb vermögen wir den Begriff der Furchung *quand même*, als einer besonderen Entwickelungsperiode, nicht anzuerkennen. Man pflegt indessen die Furchung als einfache Zellenspaltung von der eigentlichen Morphogenese scharf zu unterscheiden. „An und für sich — sagt z. B. Sobotta (1) — dürfen wir den Furchungsvorgang ebenso wie den der Befruchtung als ein ziemlich abgeschlossenes Kapitel der Entwickelung betrachten, dessen Endresultat erst die Grundlage für den Beginn weiterer Entwickelungsvorgänge liefert." Dieser Satz enthält nicht etwa die subjektive Ansicht des zitierten Autors, sondern des weitaus grösseren Teiles derjenigen Embryologen, welche die Erbungleichheit der Blastomeren nicht annehmen. Man spricht auch geradewegs vom quantitativen Wachstum der ersten und qualitativen der zweiten Entwickelungsperiode. Dass diese Auffassung weder physiologisch noch phylogenetisch richtig und zulässig ist, ergiebt sich ohne weiters aus unseren vorausgeschickten Erwägungen. Es kann nicht anders sein, als dass die eigentlich morphogenetische Entwickelung schon bei zweizelligem Stadium, das heisst, mit der ersten Generation der Descendenten der Eizelle einsetzt; sonst hätte ja diese, sowie die nächstfolgenden, sozial alliierten Generationen keinen Sinn und genetisch wären sie ein unlösbares Rätsel. In chronologischer und korrelativer Hinsicht schreitet die Morphogenese bei einzelnen Keimen und in einzelnen Teilen desselben Keimes in spezifischer Weise fort, hier wird sie beschleunigt, dort verzögert, wobei alle diese Rhythmen, Metachronien etc. in ihrer Art herediv und — da der Transmutation zugänglich — adaptiv sind. Es muss also auch da, wo sich die Blastulazellen bei Druckversuchen u. dgl. als ein äquipotenzielles System erweisen, eine unausgesetzt fortschreitende, äusserlich vielleicht nicht wahrnehmbare, morphogenetische Differenziation geben; daraus folgt aber, dass nach Verlagerung des Furchungsmaterials durch Schütteln oder Druck, die Zellen sich nicht einfach zu einer neuen, kleineren Hohlkugel zusammenzuschliessen haben, sondern zunächst ihre bisherige Rolle aufgeben und sich zu einer neuen bequemen müssen; bei jeder Zelle wird sich dieser Umdifferenzierungsprozess naturgemäss anders gestalten; genau so, wie sich in einem neuen Bienenstock oder in einem neuen Garten der Arbeitsplan des Bienenvolkes vielfach ändern muss. Wenn sich die sprossenden Blastomeren eines Echinideneies unter dem Druck der Glaslamelle nicht kugelig, sondern nur epithelial zusammenordnen, so sind sie nicht denjenigen Zellen völlig gleichzustellen, die ein ebensolches (d. i. aus ebenso viel Blastomeren zusammengesetztes) normales Stadium

zusammensetzen.*) Durch Autoregulation kann das regelrechte Ganze nur dann hergestellt werden, wenn die nötige Umänderung nicht über die phyletisch erworbene und angestammte „vitale" Variationsbreite der Blastomeren hinausgeht. Die letztere aber ist nicht nur bei jeder einzelnen Blastomere ein und desselben Keimes verschieden, sondern sie ändert sich mit jeder Entwickelungsphase, zu jeder Zeit ist sie für die nämliche Zelle eine andere. Dies ist einer der Fundamentalgedanken unserer Morphogenie.

Es ergiebt sich des weiteren daraus, dass die Entwickelung eines Metazoenkeimes als Summe einer grossen Zahl von Lebensläufen einzelner Blastomeren aufgefasst werden kann. Da es nun aber wenig wahrscheinlich ist, dass so viele Lebensprozesse stets synchron und variationsfrei abliefen, so werden in der Entwickelung einer gegebenen Tierart gewisse individuelle Unterschiede nicht fehlen, die sich bei einzelnen Arten und in gewissen Fällen direkt bemerkbar machen können. Am weitgehendsten sind sie bei Tieren wie die Tricladen, wo nach Berghs Untersuchungen die Blastomeren frei und scheinbar willkürlich im Nährdotter herumkriechen; desgleichen bei manchen Nemathelminthen, wo die Furchungszellen ebenfalls Kriechbewegungen auszuführen haben. Aber auch bei Tieren mit ausgeprägt symmetrischer oder radialer Furchung, z. B. bei Cephalophoren, gehören Abweichungen in der Nacheinanderfolge der Zellteilungen, wie ich aus eigener Erfahrung weiss, keineswegs zu Seltenheiten. Selbst bei hochorganisierten Tieren, wie in der Diskoidalfurchung des Frosches haben Jordan und Eycleshymer (1) sehr zahlreiche, individuelle Unterschiede nachgewiesen. Bei einer einzigen Tierart können in der Entwickelung quantitative, qualitative und zeitliche Abweichungen von dem Durchschnittstypus vorkommen. In dieser Hinsicht ist der Verlauf der Furchung für die Gestalt des künftigen Tieres unwesentlich.

Die Variationsbreite der Furchungszellen — in einer gewissen Hinsicht auch der Körperzellen der Imago — hängt nicht von der Höhe der zu erreichenden Organisationsstufe ab; und umgekehrt. Auch dieser Satz gehört zu den fundamentalen Voraussetzungen unserer Morphogenie. Die Natur züchtet hier eben — wie einmal Emery gesagt hat — keine Organe, sondern Organismen. Es kann sich geradezu ereignen, dass bei höchstorganisierten Tieren die Individualität der Zellen am stärksten beschränkt sein wird.**) Auch hier findet man eine Analogie im Verhalten solcher Insekten, welche in einer gewissen Richtung besonders stark in Anspruch genommen werden; es giebt Bienen, die so sehr heliotropisch gestimmt sind, dass sie in einem offenen, mit dem blinden Ende gegen eine Lichtquelle orientierten Glasrohre zu Grunde gehen, obwohl sie die Totipotenz der einschlägigen Anlagen verwandter Formen besitzen, die um den Ausweg nicht lange verlegen sein würden. In der Einschränkung selbst haben wir zweierlei Erscheinungen zu unterscheiden. Einerseits ist es das Unvermögen, die „normale", ausschliesslich angestammte Entwickelungsbahn zu verlassen. Die Zellen können sich nur zu dem einen Organ entwickeln; die Selbstregulation des Organismus ist dann beeinträchtigt, weil die fraglichen Zellen, anstatt — nach etwaiger Verstümmelung des Furchungsmateriales — aushelfend einzugreifen, sich weiter ebenso entwickeln, als ob die höhere Einheit des Keimes unversehrt wäre. Wir brauchen wohl nicht erst ausdrücklich zu sagen, dass es dieselbe

*) Deshalb können wir auch die allbekannten Einwände, die von Heider gegen die Ausdeutung der Drieschschen Druckversuche erhoben wurden, bei aller Anerkennung, die wir dem hochverdienten Gewährsmann zollen, nicht anders als geistreiche Spielerei beurteilen. Heider, der doch selbst an die Gleichwertigkeit idioplasmatischer Potenzen schwerlich glaubt, erörtert nämlich die Möglichkeit, dass die epithelial flächenhafte Entwickelung nur insofern von der normalen abweicht, als zunächst eine Reihe von meridionalen Zellteilungen, die in der Regel mit aquatorialen alternieren, stattfindet, worauf die angeblichen äquatorialen Teilungen erst nach Aufhebung des Druckes nachgeholt werden; dass also in der Differenzierung der Zellen bloss eine chronologische Änderung durch das Experiment veranlasst wird. Als ob es sich nicht um lebende Einheiten handeln würde, die sich jeder Lebenslage anzupassen verstehen und in jeder Lebenslage anders reagieren! Nur mit leblosen Mosaiksteinchen könnte man sich derlei stereometrische Scherze erlauben. Die durch den Druck erwirkten Änderungen sind innerlich und durchgreifend.

**) Hierher der Begriff der Integration in der sogenannten „biogenetischen Theorie" von O. Hertwig.

Erscheinung ist, die von Roux als „Selbstdifferenzierung" bezeichnet und dadurch erklärt wird, dass sämtliche für den betreffenden organogenetischen Gestaltungsprozess notwendigen Komponenten sich in diesen Zellen selbst befinden, so dass kein Energiezufluss von aussen, etwa aus den Beziehungen dieses Teiles zum Ganzen, zur Auslösung des normalen Geschehens nötig ist. Unserer durchaus verschiedenen Deutung gemäss, würden wir die Erscheinung eher als „prospektive Exklusivität" charakterisieren. Hierher gehören gewisse Anlagen von Sinneselementen bei Ctenophoren, die sich bei unvollständiger Embryogenie normal und für sich ausbilden. Anderseits handelt es sich um die Dauer der partiellen oder totipotenten Entwickelungsfähigkeit der Blastomeren. Durch Eigentümlichkeiten der Differenzierung, durch korrelative Einflüsse, wird die Entwickelungsfähigkeit in der Variationsbreite der Zellen in der Regel eingeschränkt, um in ultimären Stadien des öfteren vollständig zu versiegen. Nur in seltenen Fällen, hauptsächlich bei niederen Metazoen, kann sie sich zeitlebens in nahezu sämtlichen Körperteilen erhalten, wie bei vielen Hydrozoen und Turbellarien. Als ein instruktives Beispiel sind vor allem die Medusen zu erwähnen, von denen eine isolierte Blastomere des 16zelligen Stadiums nach Zoja noch im Stande ist, eine ganze Larve zu liefern. Bei Ascidien geht die Entwickelung einen umgekehrten Weg: erst nach erreichtem 16zelligen Stadium kann eine von den Blastomeren entfernt werden, ohne dass an der aus den restlichen 15 Zellen gebildeten Larve Verstümmelungen entstehen. Der Übergang von der auslösbaren Totipotenz zur ultimären Exklusivität kann sich in sehr verschiedener Weise, früher oder später vollziehen. Nach unserer morphogenetischen Theorie bleiben die Zellen in Bezug auf die Veranlagung ihres Idioplasmas, als späte Descendenten der Eizelle, totipotent; als Organisationsglieder sind sie indessen ultimär in die Lebensarbeit des Tieres gewöhnlich so intensiv eingeschaltet, dass ihre Entwickelungsfähigkeit nicht mehr ausgelöst werden kann und ihre Variationsbreite in morphogenetischer Hinsicht gleich Null wird. Das thatsächliche Resultat der Ontogenie gestaltet sich also in derselben Weise, wie es sich bei erbungleicher Teilung der Furchungszellen gestalten müsste. Die Sache bleibt hypothetisch und wird sich kaum je beweisen lassen; formal und methodologisch ist jedoch die unsrige der anderen Hypothese vorzuziehen, die ohne mehrfache Hilfsannahmen, welche für sich hypothetisch sind, nicht auskommen kann. Ihre Anhänger sind gezwungen, entweder, wie Racovitza (1), mit Weismann der Eizelle sämtliche Qualitäten ihrer ultimären Descendenten („diffus") zuzuschreiben und die Spezialisierung der Zellen als gleichbedeutend mit dem fortschreitenden Verluste der Anlagen zu begreifen, oder, wie Conklin (1), verlegen sie den Schwerpunkt auf angestammte „Determination" der gesamten Morphogenese. Man könnte schliesslich sagen, dass auch von unserem Standpunkt aus jede Ontogenie „determiniert" ist. Als ein unvermeidlicher Schluss ergiebt es sich aber zugleich, dass die idioplastische Ungleichheit der Blastomeren und die Organdifferenzierung des Keimes zwei Thatsachen sind (oder wenigstens sein können), welche ursächlich von einander gar nicht abhängen. Somit ist auch der Standpunkt, welchen O. Hertwig in Betreff des Entwickelungsproblems eingenommen hat, nicht so „hoffnungslos", wie manche seiner Gegner vermuten.

Bergh hat gelegentlich die scharfsinnige Bemerkung fallen lassen, dass Beobachtungen über Entwickelung von ganzen oder Hemiembryonen aus Eihälften oder aus noch kleineren Bruchteilen, niemals über den Gegenstand der besagten Hypothesen Klarheit verschaffen werden, weil ein jedes Tier sich je nach den Umständen zu einer Ganzlarve oder Halblarve entwickeln kann. Weismann und Roux bedienen sich zur Erklärung von Ganzbildungen aus Eiteilen der Hilfsannahme einer besonderen Art von Idioplasma, die bei der Furchung in sämtliche Kerne unversehrt übergeht und bei Regenerationsprozessen in Aktion tritt; Ganzbildungen seien aber auf frühzeitige Postgeneration zurückzuführen. Abgesehen davon, dass die Annahme eines Reserveplasmas in hohem Grade unwahrscheinlich ist, weil aus dem Vorgange der Karyokinese ein Doppelmechanismus zur qualitativen Teilung der einen und erbgleichen Teilung der anderen Vererbungssubstanz sich in keiner Weise herausinterpretieren lässt, ist

unsere Auffassung methodologisch vorzuziehen, weil sie, ohne Hilfsbegriffe, erklärende Prinzipien für Postgeneration, Regeneration und Knospung in sich enthält. Durch die Erzeugung von Ganz- oder Halbembryonen kann ihre Richtigkeit, besser gesagt, ihre Allgiltigkeit zwar nicht eindeutig bewiesen werden, es wären jedoch bei derartigen Experimenten die Bedingungen zu erforschen, unter welchen die potenziell stets mögliche Selbstregulation eintritt oder ausbleibt, hier beschleunigt, dort verzögert wird, ferner das Verhältnis, in welchem die Teile des ganzen oder abgefurchten Eies zu einander stehen. Nach unseren Prämissen dürfte es nämlich unter diesen Teilen kaum ein wirklich äquipotenzielles System geben; durch die einzelnen Zellen wird die Regulation in etwas verschiedener Weise eingeleitet und so erklärt es sich, dass mitunter Bilder entstehen, die auf „Postgeneration“ schliessen lassen, während in der Wirklichkeit bei der Herstellung des Ganzen keine neuen, bei normaler Ontogenie unthätigen Reserveanlagen aktiviert werden: wenn man eine Biene in neue, ungewohnte Umgebung bringt, so wird sich ihr Betragen in entsprechender Weise ändern, aber nicht deswegen, weil in ihr etwa neue, bisher latent gewesene psychische Instinkte in Aktion treten, sondern weil sie sich derer, die bis jetzt thätig waren, im Rahmen der angestammten (herangezüchteten) Variationsbreite in etwas verschiedener Weise bedient. Es ist genau dasselbe der Fall, wenn aus Gastrulis Teile des Ektodermepithels herausgeschnitten werden: die am Rande der Wunde liegenden Zellen geraten in eine neue Umgebung, ändern danach ihr Benehmen, rufen auf diese Weise auch in den anstossenden Zellen Änderungen hervor u. s. w.*) Ebenso verhält es sich mit desorientierten Mesenchymzellen, welche ihre ursprüngliche Lage im Keime wieder zu erlangen trachten. Wenn hingegen aus verstümmeltem Ctenophorenei nur schadhafte Embryonen entstehen, so sind in solchem Ei nach Driesch die Bedingungen der Formbildung offenbar derart beschaffen oder an lokalisierte „Stoffe“ gebunden,**) dass die Blastomeren die normale, gefestigte Entwickelungsbahn nicht verlassen können. Die Anpassungsfähigkeit kann in einzelnen Fällen so früh eingebüsst werden, dass sie schon den zwei ersten Blastomeren abgeht.

Bei allen Regulationsprozessen besteht der Vorgang im wesentlichen darin, dass in das Leben des Metazoenindividuums eine grössere Zahl von Zellengenerationen eingeschoben wird, als die durch die Naturzucht normierte. Dies gilt nicht nur von der isolierten Blastomere, die sich bei der Furchung als Ei benimmt und die vorangegangenen Zellteilungen rückgängig macht, sondern auch von beschränkten Regenerationsprozessen, die durch zufällige Verletzungen ausgelöst werden. Es folgt ferner daraus, dass zwischen der Regulation und Regeneration kein prinzipieller Unterschied besteht. Man definiert gewöhnlich diese als Rekapitulation von Wachstumsprozessen, die in der Lebensgeschichte des Tieres bereits einmal ausgelöst worden sind, jene als Neuauslösung von Wachstumsprozessen behufs Herstellung von Teilen, welche in der Entwickelung des Tieres sich noch nicht herausgebildet haben. Wenn wir aber einen Teil der Zellen eines beliebigen Stadiums, z. B. einer Blastula abtragen, dann muss der morphogenetische Prozess der Blastulabildung durch Auslösung von Wachstumserscheinungen, welche in der normalen Ontogenie nicht vorkommen oder sich nicht wiederholen, aufs neue vervollständigt werden; es handelt sich also auch hier jedesmal um neuerliche Herstellung einer morphogenetischen Bildung, die von der Entwickelung bereits erlangt wurde. Die Zahl der Generationen, die zu diesem Zwecke sowohl bei der Regulation, als bei der Regeneration in die Generationenkette, aus welchen sich das individuelle Metazoenleben zusammensetzt, einzuschalten sind, variiert natürlich in jedem Einzelfalle, bei jeder Verletzung, sehr erheblich und würde im Sinne der Weismannschen Theorie eine ungeheuere Menge von Nebenidioplasmen erforderlich machen, damit in jedem möglichen Fall das passende Plasma aktiviert werden könnte, was alles in höchstem Grade unwahrscheinlich ist. Man darf ausserdem nicht

*) Vgl. Driesch, 8, Taf. XV, Fig. 1—4, 6—8.
**) Vgl. Driesch und Morgan, 1, p. 217—219.

vergessen, dass die Grenze, die wir zwischen der embryonalen Entwickelung und dem postembryonalen Leben zu ziehen gewohnt sind, nur relativen Wert besitzt, und dass selbst unter nächstverwandten Tieren gewisse Perioden bei der einen Art in die larvalen Stadien, bei der anderen in das Ei verlegt sein können; Prozesse, die bei der ersteren Species nach Verletzung der Larve regenerativ wären, würden somit bei der zweiten den Wert der Regulation beanspruchen, woraus das wirkliche Verhältnis der erörterten Wachstumsarten ohne weiteres zu ersehen ist.

Auch die Knospung gehört zu Wachstumserscheinungen derselben Kategorie und findet eine direkte Erklärung. Auch bei der Knospung erhebt sich die Zahl der für das individuale Metazoenleben normierten Zellengenerationen über das individuelle Mass hinaus. Bei Tieren mit Knospung wird dasselbe, was bei der Regeneration durch Zufall ausgelöst wird, durch phyletisch wirkende Faktoren reguliert, erweitert und zur Norm erhoben. Je nach der Tierart ist der Anteil, welchen die Gewebe des Muttertieres an der Knospenbildung nehmen, sehr verschieden. Reihen von Zellgenerationen, welche sonst als individuale Lebensläufe durch einzellige Stadien zu Anfang der Entwickelung von einander getrennt sind, stehen bei der Fortpflanzung durch Knospung in einem anderen Verhältnis zu einander: der Unterschied bezieht sich hierbei hauptsächlich auf die zeitliche Verteilung der Zellgenerationen. Deshalb kann man aber die Knospung mit der Embryogenie nicht vergleichen;*) der Unterschied liegt nämlich in dem besonderen Charakter der Propagationszelle, welche bei gewöhnlicher Embryogenie die Individuen der Metazoengenerationen von einander trennt, während bei der Gemmation eine weit engere Kontinuität der Wachstumsvorgänge die beiden Individuen miteinander verbindet.

Der Knospung gehen gewöhnlich, ebenso wie bei der Regeneration, Umdifferenzierungsprozesse voraus. Diese Prozesse sind hier zwar phyletisch gefestigt und geregelt, gehören jedoch zu immanenten Eigenschaften der lebenden Zelle, welche prinzipiell keinem Organismus abgehen, sich aber in sehr verschiedenem Grad und Umfang bethätigen. Dort, wo sämtliche Zellen einer Körperschicht denselben Grad der Umdifferenzierung aufweisen, wird von äquipotenziellen Systemen gesprochen. Ein solches bilden z. B. die beiden Epithelschichten der *Hydra*. Das Ektoderm eines Tentakels kann bei ihr in die drüsige Basalscheibe umdifferenziert werden; deshalb werden bei *Hydra* auch Regenerationsprozesse mit grösster Leichtigkeit ausgelöst. Das Verhältnis der Knospung zur Regeneration haben wir bereits im XI. Abschnitt besprochen. Da wird es auch begreiflich sein, dass diese Fähigkeiten nicht immer, wie bei *Hydra*, simultan auftreten, sondern dass manchmal knospende Tiere überaus schwach regenerieren. Dass die meisten Organismen in der Jugend grössere Regenerationsfähigkeit besitzen als im Reifestadium und dass das regenerierte Gebilde mitunter einfachen Bau und atavistische Charaktere aufweist, erklären wir ohne weiteres aus dem Wesen der fortschreitenden Zellendifferenzierung, ohne die Annahme des Haeckelschen biogenetischen Gesetzes zu benötigen. Man soll überhaupt die in einer umfangreichen Litteratur niedergelegten Thatsachen der Regenerationskasuistik mit grosser Vorsicht theoretisch verwerten. Wenn es auch Thatsache ist, dass die Ektodermzellen bei *Hydra* Tegument, Nerven, Muskelfasern, Knidoblasten und Keimzellen liefern, so folgt daraus noch nicht, dass eine Myoblastzelle befruchtet werden oder sich in der Loebschen Salzlösung wie eine Eizelle abfurchen könnte! So lange wir über die Hauptvorgänge des Zellenlebens, über das Verhältnis des Kernes zum Plasma u. dgl. im Dunkeln bleiben, so lange müssen wir von jedweder Verallgemeinerung absehen. So halten wir auch das theoretische Ergebnis H. Przibrams, dem wir eine Reihe interessanter und wertvoller Experimente über Regeneration bei Crustaceen und Crinoiden verdanken, diese Fähigkeit stehe im umgekehrten Verhältnis zur Anpassungshöhe eines Tieres an bestimmte Lebensbedingungen, für einen verfrühten und

*) Dass für die Organogenie der Knospe und des Keimes, namentlich bei Anwendung des Keimblattbegriffes, ganz andere Kriterien der Vergleichung in Betracht kommen, versteht sich von selbst, da die Knospung an sich und der Bau der Knospe zwei verschiedene Gegenstände sind.

unrichtigen Schluss. Nach Przibram*) giebt es eine Spezialisierung der Organismen, die durch die allgemeine Organisationshöhe gegeben ist, und solche, die durch einseitige, daher „starre“ Anpassung entsteht; letztere sei von einem allgemeinen Schwunde der Organisation begleitet und bringe auch die Regenerationsfähigkeit zum Schwunde. Diese Schlussfolgerung halten wir für unrichtig, zum ersten, weil wir für den obigen, in Anlehnung an Driesch angenommenen Gegensatz keinen einzigen Beweisgrund anzuführen wüssten, zweitens, weil es, wie Przibram selber eingesteht, leicht und gar nicht regenerierende Arten einer und derselben Tiergattung giebt (*Limnaea*, *Molge*, nach Carrière und Fraisse) und dies bei genau derselben Organisationshöhe und derselben Lebensweise. —

In diesem Zusammenhange wollen wir noch mit wenigen Worten der rätselhaften Dotterkerne Erwähnung thun, welche bei Wirbeltieren als fremde, nicht zum Ei gehörende Elemente, teils vom mütterlichen Organismus (Parablasttheorie), teils von überzähligen Spermatozoen (Polyspermie) abgeleitet werden. Da uns hierüber jede persönliche Erfahrung fehlt, haben wir nur vom theoretischen Standpunkte zu bemerken, dass der Vorgang aus den von uns entwickelten Prinzipien sich ohne Schwierigkeit erklären liesse. Die durch abnorme Polyspermie in die Reihe der Blastomerengenerationen eingeflochtene Entwickelungsreihe männlicher Zellen könnte bei den Prozessen der Dotterassimilation u. dgl. dem Keime irgendwie zum Vorteil ausschlagen und deshalb im Laufe der phyletischen Entwickelung durch Heranzüchtung entsprechender Beschaffenheit der Eimembran zur Norm werden; es wäre gleichgiltig, ob die Descendenten der Samenzellen im Organismus des Embryos persistieren oder — wie es z. B. Oppel (1) für *Anguis* und *Lacerta* angiebt — in einer späteren Phase obliterieren würden. Von Todaro (1) u. A. wird allerdings die Existenz physiologischer d. i. normaler Polyspermie geleugnet. —

Was schliesslich die phylogenetische Bedeutung der einzelnen Stadien der Blastomerenentwickelung anbelangt, so steht es für uns ausser Frage, dass der Verlauf der Furchung, als ein Resultat der historischen Umwandlung, ebenso wie die ultimären Verhältnisse der Organisation, unmittelbar oder mittelbar diese Vergangenheit zum Ausdruck bringen muss. Diesen Schluss halten wir nicht nur für denkmöglich, sondern für denknotwendig und einzig zulässig. Das Problem betrifft folglich nicht die Thatsache selbst, sondern die Art und Weise, in welcher das geschieht. Unsere Untersuchungen über die Gastraealehre und den Keimblattbegriff haben uns die Überzeugung beigebracht, dass jener Ausdruck nicht aus dem sogen. biogenetischen Grundgesetze zu erschliessen ist, sondern dass er angesichts der grossen Mannigfaltigkeit morphogenetischer Verhältnisse eher auf physiologischem Gebiete zu suchen sein würde; und dies um so mehr, als der Organismus die ersten Stadien seiner Entwickelung bewegungslos und im Ei durchläuft, also unter Umständen, welche für die Entfaltung morphologischer Eigenschaften wenig günstig sind. Mit der vollständigen Lösung dieses Problems wäre die Hauptaufgabe unserer Forschung gelöst. Fortgesetzte Beobachtung des normalen Geschehens und das Experiment werden uns hoffentlich eher oder später in den Besitz jenes Leitfadens bringen, der uns erlauben wird, palingenetische und cenogenetische Momente der Entwickelung von einander zu sondern und die Wege der stammesgeschichtlichen Entwickelung zu eruieren. Vorläufig werden wir durch auffällige Nebensächlichkeiten, Zufälligkeiten, die uns Unwesentliches als Ursache aufdrängen, durch simulatorische Momente verschiedener Art beständig irregeführt und die Orientierung wird ausserdem durch den Umstand erschwert, dass die Physiologie der Lebensfunktionen, die selbst bei erwachsenen Tieren wenig bekannt ist, sich im Keime anders gestaltet und eine andere Beschaffenheit der Organe erforderlich macht. Es ist daher vorerst zu beachten, ob ein untersuchtes Entwickelungsstadium im Ei oder im postembryonalen Leben und unter welchen Umständen erreicht wird, — alles dies Momente, die in der Wissenschaft die wenigste Beobachtung finden. Darin liegt

*) Die Regeneration bei Crustaceen (Arbeiten der Wiener Zool. Institute, Bd. XI), p. 21, 22.

auch der Grund, warum die meisten embryologischen Materialien, wie es Driesch beklagt, sich so selten zu exakten Vergleichen ohne Nachuntersuchung verwenden lassen. So kommt es, dass man in der Ontogenie der Tiere auf Schritt und Tritt Vorgängen begegnet, die sich vorläufig lediglich als Wirkungsweisen vitaler Mechanismen der Blastomeren begreifen lassen. Vorläufig müssen wir uns denn auch zu dem Eingeständnis bequemen, dass cenogenetische Verhältnisse in der Entwickelung sämtlicher Metazoen — wie es nicht anders sein kann — die Vergangenheit in unendlicher Weise modifizieren und die ursprünglichsten Phasen der Stammesgeschichte stets verwischen; dort wo wir palingenetische Merkmale zu sehen vermuten, handelt es sich in der Regel um kongruentes Walten physiologischer Postulate. — Man beschäftigt sich in neuerer Zeit besonders viel mit der Frage, inwiefern die Ähnlichkeit der Furchungsbilder bei Mollusken, Anneliden und Polycladen die Vergangenheit dieser Gruppen wiedergiebt und ihre Blutsverwandtschaft dokumentiert. Wir begnügen uns an dieser Stelle mit der kurzen Bemerkung, dass wir an gewissen Vorgängen in der Entwickelung mancher dotterreichen Dendrocoelen und vieler Insekten eine noch grössere Ähnlichkeit erblicken, als jene morphologische, die sich in der Furchung der Polycladen und der Anneliden bekundet.

Wir sind zu der Überzeugung gekommen, dass alle Zellen, die den Organismus zusammensetzen, als Descendenten einer gemeinsamen Ahnenzelle, idioplastisch einander gleich sind. Weder die Lage allein, noch die Funktion an sich, genügen, um eine Zelle erschöpfend zu charakterisieren. In weiterer Konsequenz sehen wir zwischen den Körperzellen und den Propagationszellen keinen prinzipiellen Unterschied; dieses theoretische Ergebnis findet in den verschieden lokalisierten Knospungserscheinungen und in der regenerativen Aequipotenz ganzer, vielfach differenzierten Gewebssysteme seine volle Bestätigung. Experimente, wie die von Driesch (3), wo sich Echinidenblastulae als unfähig erwiesen haben, nach Entwickelung des Archenterons und des Mesenchyms, die Darmbildung zu rekapitulieren, können jenes Ergebnis nicht erschüttern. Genetisch sind alle Zellen einander homolog, also auch sämtliche somatische Zellen den Eizellen.*) Boveris neueste Untersuchungen haben sogar gezeigt, dass sämtliche Zellen, samt den Gonadenepithelien polar differenziert und im Körper in gleicher Weise orientiert sind. Jede von ihnen lebt, mit anderen Worten gesagt, ist befähigt, sämtliche Lebensfunktionen, der Aneignung durch Nahrungsaufnahme und Atmung, der Ausscheidung, der Bewegung, des Reagierens auf Reize und der Vermehrung, sei es durch Teilung, sei es durch endogenetische Kernteilung, selbständig zu verrichten. Wenn man die Metazoen von Kolonien-bildenden Protozoen, z. B. von Flagellaten ableitet, welche bei intakter Totipotenz die Fähigkeit besassen, sich durch Querteilung oder Längsteilung zu vermehren, so wird dadurch die richtige Auffassung der Blastomeren während der Furchung nur erleichert. In ihrer Gruppierung bilden sie keine Keimblatteinheiten. Jede Zelle entwickelt vielmehr eine ausgesprochene Individualität, woraus unzählige morphotische Konstellationen resultieren; und aus der theoretischen Logik weiss man, dass hoch individualisierte Phänomene keine Kollektivnamen haben können. Nach Art eines mathematischen Gesetzes, welches eine Unzahl von Gleichungen und sonstigen Problemen zu lösen erlaubt, muss es auch bezüglich des Blastomerenverbandes eine Norm geben, in deren Besitz gelangt, wir im Stande wären, alle Furchungsfiguren auf gemeinsame Ausgangspunkte zurückzuführen und die Gründe zu nennen, welche bei heterogenen Formen analoge Bilder, bei blutsverwandten äusserste Gegensätze der Morphogenie veranlassen, ferner zu entscheiden, wo der Einfluss der phylogenetischen Überlieferung aufhört und die

*) Diese unsere These unterscheidet sich grundsätzlich von dem unlängst publizierten Gedanken eines hervorragenden Forschers, dass die Eizellen sämtlicher Metazoen (nicht nur der Keimblätter) miteinander homologisiert werden können. Dies stellen wir entschieden in Abrede.

unmittelbare Einwirkung mechanischer Faktoren beginnt. Entwickelungsmechaniker, welche jenen phyletischen Einfluss — als für die Verwandtschaft beweisend — nicht anerkennen und alles auf mechanische Wirkungsweisen beziehen, verfahren dogmatisch.

Das sind die Thatsachen und Voraussetzungen, an denen man festzuhalten hat, um, wie es einst Haeckel (7) von seiner Gastraealehre erhoffte, „von der empirischen Erforschung der Thatsachen zu der philosophischen Frage nach den natürlichen Ursachen derselben“ vorzudringen.

XIII. Abschnitt.

Physiologische Morphogenie.

Das Programm einer jungen, neuen oder neuauszubauenden Disziplin ist mit den Problemen dieser Disziplin gegeben. Ihre Probleme ergeben sich aus den Grundeigenschaften des behandelten Gegenstandes. Diese Grundeigenschaften müssen erst aus dem allgemeinen Thatsachenmateriale unmittelbarer Beobachtung in exakter Weise herausgelesen und als grundlegende Prinzipien, oft Thesen genannt, formuliert werden. Das ist die erste Aufgabe der einschlägigen Forschung und zugleich ihre wichtigste, weil sie die Basis zu schaffen hat, auf die sich die Probleme, das Programm und alle zukünftige einschlägige Forschung zu stützen hat. Aus der Natur dieser Grundeigenschaften des Gegenstandes ergiebt sich auch die Methode der Untersuchung, welche den Suchenden zum Ziele führen kann.

Das Programm der vergleichend biologischen Forschung ist mit den Grundeigenschaften der Organismen gegeben. Wir könnten auch sagen: des Organismus, sofern wir nicht anders als einen einheitlichen Ursprung der belebten Substanz anzunehmen vermögen und so gewissermassen die geschichtlichen Schicksale dieser einen Organisation aus ihrer Reaktionsfähigkeit auf die Umgebung zu erschliessen haben.

In wissenschaftlich ökonomischer Fassung findet die Erkenntnis der prinzipiellen Eigenschaften, welche das Wesen jener Reaktionsfähigkeit bedingen, als eine Reihe von Thesen ihren Ausdruck. Solche Thesen sind so lange mit den Naturgesetzen (d. i. der Geschehensnorm) organischer Entwickelung nicht identisch, so lange sie sich nicht unmittelbar aus der Beobachtung der Thatsachen des Geschehens ergeben, sondern nur durch eine annähernd genaue Abschätzung der Wahrscheinlichkeitswerte gewonnen werden. In diesem Stadium der Erkenntnis können sie entweder die Geschehensnorm in zweifellos richtiger, eindeutiger Weise umschreiben, wobei sie jedoch nur die äussere dem Beobachter unmittelbar zugängliche Seite der Entwickelungsvorgänge erfassen, ohne das kausale Verständnis durch Aufzeigung bedingender Motive zu fördern; oder sie sind in verschiedenem Grade hypothetisch und werden aus Hypothesen dann erst zu Thesen, wenn sie, zu programmgebenden Prinzipien gemacht, die Forschung zu Resultaten führen, welche durch Übereinstimmung mit den sonstigen Thatsachen der Entwickelung die wissenschaftliche Verwendbarkeit ihrer selbst und damit auch die Richtigkeit der Prinzipien bekunden. Erweisen sie sich als falsch, dann muss auch die spezielle Methode der Untersuchung abgeändert werden und für den Fortschritt der Erkenntnis ist nur so viel gethan, als durch Elimination einer unzweckmässigen Richtung die Problemstellung im Sinne der Wahrscheinlichkeit eine Korrektur erfährt.

Unsere Prinzipien haben zum Teil diesen interimistischen Charakter. Die Thatsachen, deren kausale Begründung in vielen Fällen noch aussteht, müssen mit Annahmen in Verbindung treten.

Auf diese Weise kommt ein Gesamtbild zustande, welches den Gang und die Richtung der Forschung nur interimistisch bestimmen kann. Gleichen Schrittes mit der Erweiterung und Vertiefung der Erkenntnis, wird sich auch hier das Walten einer Selektion bemerkbar machen, welche einzelne Glieder aus dem Gesamtbilde eliminiert, den Schwerpunkt des Ganzen und die Hauptrichtung der Forschung verschiebt und in dieser oft schwer nachzuweisenden Arbeit niemals aussetzt. Die eliminierten Glieder gewinnen alsdann den Wert von Wegweisern. Es muss daher auch Theoremen, deren sachliches Ergebnis sich negativ gestaltet, wie der Gastraeahypothese oder der Keimblätterlehre, diese positive Bedeutung zugebilligt werden.

Der erste Hauptsatz, zu dem wir auf induktivem Wege gekommen sind und welcher unseres Erachtens bei vergleichender Untersuchung der Metazoenentwickelung festzuhalten ist, lautet, dass sämtliche Blastomeren, als Descendenten der Propagationszelle, in allen Fällen, jene Eigenschaften besitzen, die man sonst als Sonderungscharaktere den einzelnen Keimblättern zuzuschreiben pflegt. Jede Zelle des Metazoenkörpers ist ein Kleinstaat, welcher Ektoblast, Entoblast und Mesoblast in sich enthält.

Die Lebensperiode, in welcher dieses Vermögen unmittelbar ausgedrückt werden kann, ist je nach den entwickelungsgeschichtlich summierten Besonderheiten des Organismus sehr verschieden. Es kann dasselbe noch ultimären Organen zukommen oder sich auf das Stadium der ungeteilten Keimzelle beschränken. Seine Variationsbreite deckt sich somit mit der Entwickelung (d. i. mit dem Leben) selbst.

Jede, auch ultimäre Descendentin der Eizelle unterscheidet sich also von derselben nur dadurch, dass ihre Entwickelungsmannigfaltigkeit in dem Grade Einschränkungen erfährt, in welchem ihre Prospektivität potenziell bleibt. Beide aber — sowohl die Eizelle als ihre Descendentin — gleichen im Vollbesitze jener Mannigfaltigkeit der Protozoenzelle, mit der sie durch eine Kette von Übergängen zusammenhängen. Es ergiebt sich aus diesen Thatsachen, dass der fundamentale Satz Haeckels (6, p. 53), die Urkeimblätter seien bei allen Tieren homolog mit Ausnahme der Protozoen, falsch ist. Wir homologisieren keine Keimblätter, aber diese Ausnahme kennen wir nicht. Und zu unserer Erkenntnis hat uns nicht nur die rätselhafte *Salinella* verholfen, deren einzellige Larve uns übrigens den Sachverhalt genauestens illustriert.

Der zweite Satz Haeckels, dass die Histioten (Metazoen) mehr von Protisten abweichen als von geweblichen Pflanzen, ist selbstredend desgleichen grundfalsch. Die Kluft, welche die Vielzelligen von den Unicyten trennt, ist so wenig bedeutend, dass sie in der Entwickelung eines Metazoenindividuums aus der Eizelle jedesmal überbrückt wird; die Kluft hingegen, welche ein solches Individuum vom pflanzlichen Organismus trennt, ist um eine ganze Schöpfungsphylogenie grösser. Dem Grad dieser letzteren Verwandtschaft hier nachzuforschen, wäre höchst überflüssig. Es ist schliesslich alles, was in der Welt vorkommt, mit einander genetisch verbunden, — selbst die kosmischen Körper, die aus dem Himmelsraum auf den Erdball gelangen.

Nach eingehender Untersuchung aller wichtigen Fragen der embryonalen Entwickelung, der Knospung, der Selbstdifferenzierung, der Regeneration u. dgl. mehr haben wir fast sämtliche taxonomische Merkmale, wie sie in lehrbuchmässigen Definitionen der Metazoen vorkommen, als nichtig erkannt und es ist kaum etwas anderes als die Vielzelligkeit selbst übrig geblieben, woraus sich das wahre Verhältnis der beiden Tiergruppen zu einander von selbst ergeben hat. Es ist nun unschwer zu erkennen, dass wir dasselbe induktiv erlangte Resultat auch deduktiv aus unserem Satze von der Zellenprospektivität gewinnen könnten, wobei uns namentlich unsere Begriffe vom intraindividuellen und ultraindividuellen Wachstum behilflich sein würden.

Aus unserem Satze von der totalen Prospektivität lässt sich deduktiv auch die einfachste Erklärung für das thatsächliche Umdifferierungsvermögen der Organe ableiten. Jener Satz erklärt vor allem die unendliche Mannigfaltigkeit von Abstufungen, welche zwischen den Extremen der aktiven Totipotenz und selbst der angeblich durch Anpassung zu veranlassenden Erschöpfung ausgespannt ist. Die mannigfaltige Abstufung wird durch die phylatische Vergangenheit der Zellen erzeugt. Anderseits kann die Zelle, die von ihrer Vergangenheit beeinflusst wird, in dem von dieser Vergangenheit ausgesteckten Rahmen verschiedene Prozesse, z. B. Reparationsarbeiten, auslösen, ohne ihre Leistungsfähigkeit zu erschöpfen: es handelt sich hierbei eben um kein Regenerationsplasma, das im Bedarfsfalle aus der Reserve treten würde. Wie viele solcher Reserven wären dem Organismus nötig? Würden sie neben dem Keimplasma im Kerne leblos daliegen oder unthätig leben? In diesem Zusammenhange sei noch der populäre Vergleich der Zellen mit menschlichen Individuen in sozialer Vergesellschaftung in Erinnerung gebracht. Jedermann geht einer ihm durch den Staatsverband aufgenötigten Beschäftigung nach, ohne seine sonstige Leistungsfähigkeit potenziell einzubüssen. Ebenso aufgenötigt und mehrseitig sind die Aufgaben der Zellen im Organismus. In abwechslungsreichster Weise verbinden und verflechten sie sich gegenseitig im Organismus. Ein gewisser Prozentsatz derselben wird in der That sehr einseitig, ähnlich wie unter der Last einförmiger Arbeit auch menschliche Individualitäten verkümmern. Das sind indessen Ausnahmen. In den meisten Fällen bestehen die Organe eines höheren tierischen Organismus aus Zellen verschiedenen Ursprungs, von verschiedener Vergangenheit und von verschiedener Leistungsfähigkeit. Die eine Gewebssorte wird von einer anderen durchsetzt. Kein Organ entsteht aus einem einzigen Keimblatte. Die Rückensaite der Chordaten entsteht nicht nur aus dem „Entoderm", sondern auch aus verschiedenen Elementen des „Mesoderms"; was hiesse übrigens eine solche Abgrenzung, eine strenge Beschränkung dieses Skelettteiles angesichts der Thatsache, dass das sonstige Endoskelett zum Teile aus Mesoderm, zum Teile aus den Hautepithelien seinen Ursprung nimmt?

Der erste Satz führt uns zu einem zweiten, nicht minder grundlegenden. Das „Entoderm" der Tierspecies A ist nicht gleichbedeutend mit dem „Endoderm" der Species B. Es giebt so viele Keimblätter, so viel es Organe und Tierarten giebt. Organe und Tiere sind Vergesellschaftungen von Zellen. Die Beschaffenheit der Zelle ist aber die Funktion ihrer Vergangenheit. Und hinter jedem Tier, ja, wir könnten sagen, hinter jedem Individuum liegt eine andere Schöpfungsgeschichte. Wir haben die Richtigkeit unseres zweiten Satzes von der unendlichen Mannigfaltigkeit der Keimblätter an einer Reihe von Beispielen bewiesen, wie wir zu ihm durch eine Unzahl von Einzelfällen gekommen sind; und ein einziges Beispiel hätte genügt. Wir müssen geradezu die Behauptung aussprechen, dass keine einzige Ausnahme davon zu finden ist. Schon beim *Olynthus*, jenem Organismus im Haeckelschen Stil, begegnen wir einem Entoderm, welches mit Exkretions- und Propagationselementen untermischt ist. Ähnliches zeigt die Entwickelungsphysiologie sämtlicher Zellen des Spongienorganismus, nicht nur der Zellen des Gastrocoels.

Doch wollen wir uns nicht wiederholen. Das Keimblatt ist eine vieldeutige Aequivokation, kein wissenschaftlicher Begriff einer Thatsächlichkeit. Von ihm gilt dasselbe wie von der Urteilsfunktion in der modernen Theorie der Namen, welche so viele Urteilsarten erkannt hat, so viele Urteile gefällt werden.*) Wer je beim Studium embryologischer Objekte die Mannigfaltigkeit beobachtet hat, mit der uns die einzelnen Blastomeren beim Aufbau des Keimes entgegentreten, der wird es nicht bezweifeln, dass die „Keimblätter" hypothetischer — und was weit schlimmer — unnatürlicher sind als

*) „Man sollte einen bildlichen Ausdruck, eine Fiktion, namentlich bei grosser Vieldeutigkeit des Ausdruckes niemals zum Problem erheben, es sei denn in der Absicht, die Vieldeutigkeit und die Bildlichkeit aufzulösen" (vgl. Stöhr 1, p. 70). Dies ist nun hier geschehen.

jene „systematischen Kategorien", gegen die sie als Abhilfe dienen sollten und als eine erlösende Errungenschaft des Fortschrittes gepriesen wurden.

Wir haben uns drittens von der ausserordentlichen Plastizität des Zellenmateriales überzeugt. Die Zellen-Vergesellschaftung und Zellen-Vergangenheit unterliegt zahlreichen, von kleinen Unterschieden in äusseren und inneren Faktoren abhängigen Modifikationen, woraus die individuelle Varialilität der Organismen resultiert. Einen unmittelbar erschaubaren Ausdruck findet das insbesondere in der Plastizität des Furchungsmateriales. Die bereits abgeschnürten Blastomeren können sich aufs neue mit einander zu mehrkernigen Zellen verbinden, die Furchen verstreichen, neue Furchen werden oftmals in anderer Richtung gezogen, so dass das Plasma des Blastoderms nicht an die früheren Zelleinheiten gelangt, sondern unter neue, in abweichender Weise verteilt wird. Eine Erklärung der physiologischen Gründe, welche die Erscheinung veranlassen, steht noch aus; nur an Loebs Erklärungsversuch, Zellfusionen träten bei Sauerstoffmangel ein und Zellen seien überhaupt als Oxydationsterritorien aufzufassen, sei hier nebenbei hingewiesen, da er sich auf ein embryologisches Objekt — *Ctenolabrus*keime — bezieht. Ähnliche Vorgänge sind bei verschiedensten Organismen, bei Dekapoden (*Atyephyra*, nach Ishikawa), Mollusken u. v. a. beobachtet worden. Bei *Succinea putris* konnte Schmidt (1) direkt feststellen, dass nach Obliterierung der ersten Furchung und neuerlicher Furchung neue Zellen aus Zellhälften gebildet wurden, die vorher verschiedenen Blastomeren angehörten. Mit Recht sagt daher Dreyer (1), dass sich Zellen in Epithelien wie „flüssige oder halbflüssige" Gebilde verhalten. Nach Whitman sind es „plastische" Kräfte, die die Keimmasse ohne Rücksicht auf Zelleinheiten und Zellformen gestalten und differenzieren. Dies ist die Anschauung der Organismisten. Bei einer solchen Fassung des Problems, die auch methodologisch fruchtbar sein kann, darf aber nicht vergessen werden, dass die Einheit des Keimes ein genetisches Posterius, die Symbiologie der Blastomeren das Prius bedeutet; es wäre wohl geboten, die Auffassung umzukehren. Anderseits würde man auch dann fehlgehen, wenn man das eigentliche Prius aus dem Zellenleben in die morphologische Zelleinheit als etwas Feststehendes übertragen würde. In unserem Sinne ist nämlich die Ansicht des Botanikers Sachs, die Bildung der Zellen sei eine sekundäre Erscheinung, durchaus berechtigt. Es handelt sich um ein günstiges Zusammenleben der Zellen als Organismus, nicht um das Lineament der Zellgrenzen, welches einen gegebenen und keinen anderen Organismus zur Folge hat. Die Zelleinheit ist hierbei wirklich belanglos; sie kann in verschiedener Weise variieren oder gar aufgehoben werden.

Sie kann variieren oder aufgehoben werden — dasselbe muss also auch den Organismus als Ganzes betreffen, da er von Zellen ausgebaut wird. Da müssen wir denn die Thatsache als durchaus natürlich hinnehmen, dass auch die Individualität Modifikationen erleiden kann. Eine Individualität kann sich in mehrere spalten oder mehrere können zu einer zusammentreten. Van Duyne (1) wusste ein Turbellar (*Planaria torva*) zu veranlassen, 5–6 Köpfe, respektive Schwanzstücke anzulegen. Loeb sah, wie sich ein unbefruchtetes Metazoenei zu zwei und mehreren Larven unter Einwirkung von Salzlösungen entwickelt. In geeigneten Salzmischungen waren aber 2 Keime eines anderen Tieres befähigt, einen einzigen Riesenembryo zu liefern.*) Ausser der Plastizität als Grundeigenschaft des Lebenden erhellt aus solchen Thatsachen auch die vorwiegend caenogenetische Bedeutung des Furchungslineamentes.

Die Plastizität an sich und allein macht die vielfachen schützenden, regelnden und ausgleichenden Vorgänge im Leben des Organismus erst möglich. Ohne diese Fähigkeit würde der Organismus überhaupt nicht leben können; dem Erkrankten würde kein Medikament zu helfen vermögen. Durch sie allein kann sich das Blut nach Verletzung und Unterbindung eines Gefässes neue Wege bahnen und das Gefässsystem ummodeln. Sie macht es möglich, dass ein Kranker durch die Haut Nahrung

*) Experimente mit *Chaetopterus* u. dgl.

aufnehmen kann. Ich selbst habe seiner Zeit über die Erfolge berichtet, die ich auf diese Weise bei lebensschwachen Schmetterlingspuppen erzielt habe. Die Fähigkeit physiologischer Anpassung durch Entwickelung neuer physiologischen Funktionen kommt eben auch ultimären Geweben zu. Sie gehört aber zu den Grundeigenschaften des Lebens

Unser weiterer Hauptsatz stützt sich auf die Erkenntnis, dass die Resultate coenogenetischer Einflüsse im jugendlichen Alter, in der Embryonalentwickelung, grösser ist als im Reifezustand der Tiere. Es wäre daran der Ausdruck „coenogenetisch" auszusetzen. Er gehört nämlich vollständig in die Denkweise Lamarcks, Haeckels und unserer ganzen, heutigen Morphologie und wird hier nur der Verständlichkeit halber angewandt. Nach der alten Denkmethode könnte man auch sagen, dass die Summe der Transmutation, welche ein Organismus in der Jugend erfährt, grösser ist als im Alter. Wir aber fassen den Sachverhalt so auf, dass ein Organismus auf dem Wege phyletischer Entwickelung rascher in seinen frühen als in späten Entwickelungsstadien fortschreitet.

Dieser Sachverhalt ergiebt sich direkt aus allen unseren Analysen; aber auch durch das Experiment wird er bestätigt. Bei der Zucht von Arctiidenraupen habe ich einen namhaften Prozentsatz von Aberrationen nur dann erhalten, wenn ich den Raupen noch vor der ersten Häutung ein zweckmässig abgeändertes, z. B. salziges Futter dargereicht habe. Temperaturvarietäten liefern verschiedene Lepidopterenarten hauptsächlich dann, wenn sie bald nach der Verpuppung grosser Kälte oder ungewöhnlich hohen Wärmegraden ausgesetzt werden. Lithiumsalze, welche die Eikeime morphogenetisch beeinflussen, üben diese Wirkung auf Blastulae und Gastrulae nicht mehr aus (Herbst).*)

Vergegenwärtigt man sich die durchgreifende Rolle, welche die Physiologie der Ernährung, des Wachstums, der Propagation, nicht nur in Bezug auf die Gestalt des Imaginalzustandes als Repräsentanten der Art, sondern auch, und vor allem, in Bezug auf frühe Entwickelungsstadien spielt, so wird man einsehen, mit welcher Vorsicht und Zurückhaltung phylogenetische Fragen behandelt sein wollen und wie schwierig das Problem der Verwandtschaft überhaupt ist. Es sind nicht nur die sogenannten Heterochronien, welche durch Ungleichmässigkeit im Entwickelungstempo einzelner Organanlagen die auffallenden Unterschiede in der Ontogenie nahe stehender Formen, z. B. verschiedener Säugetiere, verursachen. Wir wissen vielmehr, dass die Tierformen in ihren Entwickelungsstadien in einen Strom von Umwandlung eingeschaltet sind, der niemals stehen bleibt und keine Lebenssphäre derselben undurchdrungen lässt! Daraus resultiert eine ungeheuere Mannigfaltigkeit. Dass in den Materialien, welche die bisjetzige Forschung zum Zwecke wissenschaftlicher Vergleichung zusammengetragen hat, mit Ausnahme der letzten Jahre jene Mannigfaltigkeit nicht im entferntesten zur Geltung kommt und dass das meiste eine neue Untersuchung verlangt, dürfte einleuchten

Wir gelangen fünftens zu der wegweisenden These, dass **Kriterien für zoologische, physiologische, biologische Vergleichung nicht aus Formumwandlung** (ontogenetisch und phylogenetisch genommen), **sondern aus der Entwickelungsgeschichte der Lebensprozesse zu schöpfen sind.** Die einzelnen derselben beeinflussen sich gegenseitig beim Zusammenspiel in der organistischen Symbiose und werden infolge der nie aussetzenden Umwandlung des äusseren Mediums desgleichen umgewandelt. Da sie aber die Gestalt des zoologischen Individuums bedingen, so muss diese Gestaltung, als deren Funktion und Resultante, ebenfalls Umwandlungen erfahren. Es ist unsere Pflicht, hervorzuheben, dass schon Frenzel (3), der Ansicht Bütschlis entgegen, auf die Wichtigkeit physiologischer Eigenschaften neben den morphologischen hingewiesen hat. Dies gilt namentlich in Bezug auf die Gastrulation. Die Wesenheit des Treibenden und Gestaltenden in der organischen Natur liegt nicht im Archenteron, in der formalen, morphologischen Bildung des Verdauungssackes, **sondern in der Physiologie der Ernährung.** Und da die letztere, je nach dem Charakter der gewohnten,

*) Der Einfluss existiert auch hier, und zwar unbedingt; nur ist er nicht morphogenetisch nachweisbar.

angestammten Umgebung, eine sehr verschiedene sein muss, so werden auch die Ausgangspunkte des Transmutationsprozesses und die einzelnen Umwandlungsprozesse an sich verschieden sein.*) Alles das, was uns hierbei den Ausschlag giebt, wird im Schema der Gastraealehre gar nicht berücksichtigt. Festzustellen, dass ein Organ aus ektodermalem und nicht etwa mesodermalem Zellenmateriale gebildet ist, bedeutet gegenwärtig in der Embryologie dasselbe, als den Sachverhalt klarstellen. Damit ist indessen nichts anderes gethan, als die Möglichkeit dieses einen, diesbezüglichen Irrtums aus einer langen Reihe anderer, nicht minder möglicher, beseitigt. Die Entstehung des Organs, der morphogenetische Vorgang selbst ist aber dadurch bei weitem nicht erklärt. Erklären ist, eine Thatsache nach allen ihren Seiten, d. i. erschöpfend kennen zu lernen. Erst dann ist die Aufgabe der Wissenschaft erledigt. Wie sehr ist man noch von diesem Wissen entfernt, wenngleich man im Stande wäre, die Topographie des Vorganges mit einiger Genauigkeit anzugeben! Wie viel wichtiges und wesentliches muss der ausschliesslich auf das Verwandtschaftsmoment gerichteten Aufmerksamkeit entgehen! Liest man heute jene älteren embryologischen Untersuchungsberichte, deren Autoren fest überzeugt waren, die Sache „mit aller Genauigkeit" erforscht zu haben, und vergleicht man mit ihnen beispielshalber die berühmte „Embryologie von *Crepidula*" Conklins, da sieht man erst ein, auf was für schwankem Boden die geltenden phylogenetischen Spekulationen fundiert wurden! Die zahlreichen, in der letzten Zeit aufgetauchten, äusserst schwierigen Furchungsprobleme der Spezialforschung machen eine Revision und Umarbeitung unseres gesamten phylogenetischen Wissens zu einem dringenden Bedürfnis. Die gegenwärtig platzgreifende Vertiefung der morphogenetischen Forschung ist selbstverständlich ebenfalls nur eine Vorstufe zur künftigen, besseren Einsicht. Das Hauptgewicht pflegt man jetzt auf die Erforschung der Architektonik der Zellgenerationen, in ihren Ähnlichkeiten und Modifikationen bei einzelnen Formen zu legen; die Ergebnisse der Vergleichung möchte dann Wilson phylogenetisch verwerten. Und doch unterscheiden sich diese neu studierten Verhältnisse lediglich im Grad der Exaktheit der Embryologen von den früher bekannten; sie bleiben zum grössten Teil rein topographisch. Erklärt, und kausal erklärt, sind die Entwickelungsvorgänge noch immer nicht, was für eine wirklich exakte Phylogenie die erste Vorbedingung wäre. Die architektonische Lagebeziehung der Blastomeren zu einander ist ein Gegenstand einfacher Kasuistik, wie die traurige Borstensystematik der Carcinologen eine ist, so lange wir uns über das gegenseitige Lebensverhältnis der Blastomeren zu einander kein eindeutiges Urteil zu bilden verstehen. Ebenso wenig wie wir das innere Band kennen, welches zwei bis auf einen Berührungspunkt durchgeschnürte Eihälften zusammenhält oder nach der zweiten Furchung die kugelig zugerundeten Zellen zu einer Vierergruppe verkittet (vgl. Kofoid, 1. Taf. I, Fig. 14) — ebenso wenig wissen wir uns die Zwischenstadien zu erklären, wo die Furchen verstreichen, die gesonderten Zellkugeln sich zu einer einzigen zusammenschliessen und behufs Bildung eines vergänglichen Blastocoels aushöhlen, um das Spiel bald von vorne anzufangen, warum sie Fortsätze gegen einander vortreiben und in welcher Weise sie Stoffe gegenseitig austauschen (vgl. Wierzejski, 2). Alles das sind aber Beweise für die Innigkeit des Zellverbandes im Organismus. Obwohl wir gar nicht geneigt sind, in den Begriff der Zellensymbiose im Organismus die Hypostasie der Organismuseinheit überflüssiger Weise hineinzutragen, können wir anderseits die Meinung von Zur Strassens (1) nicht teilen, nach welcher die Selbständigkeit der Blastomeren so weit gehen würde, dass sie für einander den Wert der Aussenwelt besässen. Der angestammte Verband führt vielmehr zu einer regen Mannigfaltigkeit ihrer Wechselbezüge, zur Allotropie des Keimmateriales, zum Zellenaltruismus im Sinne Hansemanns (1). Fest abgegrenzte Zellsorten, Anlagequalitäten, kurz gesagt, Keimblätter sind in

*) Im Gegensatze zu dem Begriffe eines mechanistisch gedachten Kausalbandes zwischen Ontogenie und Phylogenie, hat His die Behauptung ausgesprochen, dass die Physiologie weit mehr zum Verständnis des Lebens beitragt als die Abstammungslehre. („Untersuchungen uber die erste Anlage des Wirbeltierkörpers." Leipzig 1868.)

einem solchen Verbande undenkbar. Ebenso unzulässig wäre die Annahme abgeschlossener Entwickelungsperioden, der Furchung an sich, der Organogenie u. dgl. Alles das sind begriffliche Hypostasien, unter welchen die Forschung erstarrt und die Aufmerksamkeit erlahmt. Es werden dann Aussprüche gezeitigt, wie von der „Anarchie“ in der Knospenentwickelung der Tunicaten u. dgl. mehr.

Wie die verdienstlichen systematischen Kategorien Linnés den Stoff unserer Wissenschaft in dankenswerter Weise geordnet, nachher aber jeden Fortschritt unmöglich gemacht haben und durch die belebenden Begriffe der Deszendenztheorie abgelöst werden mussten, ebenso halten wir es für geboten, die höheren Kategorien, die sich der Forschung aus der Lehre Darwins und Haeckels ergeben haben, zu ersetzen, wenn die Wissenschaft nicht abermals erstarren sollte.

Einen weiteren Fundamentalsatz der Morphogenie bildet die zu stehender Phrase gewordene Behauptung der Abhängigkeit der Struktur von der physiologischen Funktion einer Zelle oder eines Organs. Diese ist in der That durchgreifend. Bei morphologischen Fragen fehlt das physiologische Moment nie. Einer der ersten Versuche, die physiologische Seite in geordneter Fassung zu erörtern, stammt von Haeckel (3), der zwischen einer Konservationsphysiologie im Leben der Organe in Bezug auf sie selbst und einer Relationsphysiologie des Organismus gegenüber der Aussenwelt, also dessen Ökologie, Horologie etc. unterscheidet. Dies war ebenfalls nur der erste Anlauf zur Darstellung einer ungemein grossen Mannigfaltigkeit. Unser Satz lautet: die Struktur der Zelle ist Funktion ihrer physiologischen Thätigkeit. Das Wort „Funktion“ gebrauchen wir hier in der Bedeutung, die ihm die Entwickelungsmechanik, namentlich der tiefsinnige Analytiker Driesch gegeben hat: sie ist ein ganz allgemeines Abhängigkeitsverhältnis, ohne dass man über die Natur desselben etwas auszusagen brauchte. — Obgleich uns die beiden Glieder, zwischen welchen wir ein Abhängigkeitsverhältnis behaupten, nur ungenau bekannt sind (die Struktur und die erschaubaren Lebensvorgänge), so können wir nichtsdestoweniger jenes Verhältnis abzuschätzen trachten Nun scheint es uns, dass diese Abhängigkeit, formal analysiert, also vom philosophischen Standpunkte aus, nicht gleichbedeutend mit dem Begriffe des Parallelismus ist, z. B. mit dem psycho-physischen (worunter wir eine Disjektion der Apperception unter Einheiten, die uns stofflich als selbstbewusste Wesen bekannt sind, verstehen möchten) Das in Rede stehende Verhältnis dürfte sich mit dem Begriffe eines Parallelismus insofern nicht decken, als hier das eine Glied, die physiologische Thatsache, der morphologischen um ein Zeitdifferential vorausgeht Besser gesagt: dass die Differenzierung, Umwandlung, Entwickelung des physiologischen Geschehens — alle diese Substantiva sind hier am Platze — dem morphologischen um ein Zeitdifferential vorgreift. Sie wäre daher gewissermassen apriorisch für die Phylogenie massgebend. Darin liegt ein neuer Beleg dafür, welche Stellung wir dem physiologischen Momente in der Entwickelung einräumen möchten. Der nächste Folgesatz ist nämlich der, dass es keine funktionslosen Zellen und Organe geben kann. Somit ist die Frage von grösster Tragweite. Wenn man sie in der von uns angedeuteten Richtung entscheidet, so wird man zu weiteren prinzipiellen Folgerungen gedrängt: nicht nur, dass es im Gebiete des Tierreiches keine zwei gleichgearteten Organe geben kann, sondern dass sogar bei jeder lebenden Zelle der morphologische Begriff infolge der physiologischen Unterschiede unter den Zellen um ein geringes modifiziert, verschoben werden muss. Dies würde uns zu einem Chaos von Einzelerscheinungen führen, aus dem uns nur ein nach mathematischer Art formales, bis nun unbekanntes Gesetz hinausleiten könnte. Doch davon weiter unten.

Indem wir den Faden wieder aufnehmen, finden wir uns genötigt, an dem von uns aufgestellten Fundamentalsatze festzuhalten, dass Kriterien zur exakten Vergleichung der Tierformenentwickelung nur in der Entwickelungsgeschichte der Lebensprozesse gelegen sein können. In der uns bekannten Litteratur giebt es nur bei Eimer (1) ein „biologisches Grundgesetz“, welches sich unseren Anschauungen nähert; die „Funktion“ (scilicet: physiologische Bethätigung) bedinge sowohl die physiologische als die morphologische Beschaffenheit der Organismen.

Es wäre wohl überflüssig, ausdrücklich zu sagen, dass sich unser Axiom nicht nur auf die Embryologie beschränkt, sondern dass es sich auf das Gesamtgebiet der Entwickelungsgeschichte erstreckt, die für uns gleich bedeutend mit dem „Leben“ ist.

Und so kommen wir zu dem Begriffe einer physiologischen Morphogenie. Wir sind nicht im Stande, aus der Form heraus unsere Probleme zu lösen, wie das so lange von der Morphologie, Anatomie, Embryologie, ja der Physiologie selbst, angestrebt worden ist: wir sind vielmehr genötigt, Form und Lebensfunktion zugleich in Betracht zu ziehen Alles andere ist aussichtslos unfruchtbar.

Hiermit ist auch die Quelle des immanenten Irrtums der Haeckelschen Denkweise aufgedeckt. Der Letztere kehrt stets auf seine frühere These zurück, die Keimesentwickelung sei ein Auszug der Stammesentwickelung. „Um so vollständiger, je mehr durch Vererbung die Auszugsentwickelung oder Palingenesis beibehalten wird; um so weniger vollständig, je mehr durch Anpassung die Fälschungsentwickelung oder Coenogenesis eingeleitet wird“ (9, Band II, p. 30; vgl. auch p. 92, 93, 51). Von dieser epigenetischen Verunstaltung der Formen spricht der Autor besonders gern, und die Schule ihm nach.

Das „Gedächtnis“ der Natur bei der Reproduktion — um einen Ausdruck Ew. Herings zu gebrauchen — giebt sich ganz anders kund. Die „palingenetische“ Überlieferung lässt sich nicht aus einem vorgreifend postulierten Schema, sondern nur durch ausserordentliche schwierige induktive Forschung aus den Thatsachen der Entwickelung herauslesen. Die Aufgabe gestaltet sich deshalb so schwierig, weil verschiedenste Momente der Physiologie, der stofflichen Gestaltung selbst, der Biologie des Mediums und der Zellensymbiologie auf Schritt und Tritt in einander greifen und das Bild verwirren. Auch die weittragenden durch das Experiment bekannt gewordenen Thatsachen müssen vorerst eindeutig beschrieben werden. Man hat erfahren, dass es — wahrscheinlich unter gar vielen anderen - die Skelettnadeln sind, die in geeigneten, salzigen Medien die Ektodermlamelle des Echinidenkeimes zum Hervorbringen von Schwimmstangen bewegen und dass in anderen Medien die Bildung der Fortsätze unterbleibt. Man hat erfahren, dass diese Fortsätze insofern eine „Selbstdifferenzierung“ bekunden, als sie auch in unvollständigen, anenterischen Larven angelegt werden. Man hat eine lange Reihe von interessanten Thatsachen kennen gelernt, die man als Erscheinungen der Tigmomorphosen, Barymorphosen u. dgl. sichtet, ohne für sie irgend welche Erkläung zu wissen. Die Ausführungsgänge der Gonaden entwickeln sich unabhängig von den Keimdrüsen selbst: die Thatsache kann uns nicht überraschen, da sie fast immer vom Ektoderm aus durch Invagination zur Anlage gelangen Aber in hundert Fällen, in denen dasselbe in gleicher Weise geschieht, kann der Prozess eine immer andere genetische Bedeutung und mithin einen immer anderen Wert für zusammenfassende Vergleiche besitzen weil der Hergang der betreffenden Zellvergesellschaftung in der Vergangenheit der Organismen ein verschiedener sein konnte. Darüber haben wir leider keine Evidenz und die Thatsache einer gegebenen organischen Abhängigkeit bleibt nach wie vor unaufgeklärt Schliesslich sind auch die meistenteils selbstverständlichen Faktoren der natürlichen Auslese nicht ausser Acht zu lassen, weil sie das Resultat der „Anpassung“, des Gleichgewichtszustandes des Organismus im Sinne Spencers, gewissermassen von aussen her normieren.

Wie es nicht anders zu erwarten ist, werden die Zellen, in deren Leben im Organismus alle diese Erscheinungen, Wirkungen und Gegenwirkungen, Potenzen und Erschöpfungszustände, in tausendfältiger Durchkreuzung zu tage treten, die äusseren Formverhältnisse der früheren Zustände teils verändern, teils — und dies in gewisser Hinsicht „zufällig“ - getreu wiedergeben, teils vollständig verwischen. In den ersteren Fällen verläuft der Entwickelungsprozess „palingenetisch“ in gewöhnlichem Sinne des Wortes. In dem anderen Falle wird er „gefälscht“. Wir glauben, den Sachverhalt bereits

genügend erörtert zu haben, um uns an dieser Stelle auf die blosse Bemerkung beschränken zu können, dass es sich bei diesen Fällen nicht um etwaige besondere Geschehensarten der Entwickelung handelt, sondern dass sie immer dieselbe bleibt, denselben „Gesetzen" folgt, während in jener Alternative nur unsere subjektiven und dabei oberflächlichen Eindrücke als etwas scheinbar objektives zum Vorschein kommen. Die Ontogenie „rekapituliert" und „fälscht" stets in derselben Weise. In welcher? — dieses Wie zu zeigen ist eben die Aufgabe der physiologischen Morphogenie.

Die rein morphologische Entwickelungslehre hat sich der Aufgabe gegenüber als ohnmächtig erwiesen. Dass weder der Prozess der Gastrulation, noch das Archenteron als Organ, einer monophyletischen Abstammung der Metazoenkeime keinen zwingenden Ausdruck verleihen, davon haben wir uns an einer Reihe von Thatsachen, wie die Genese der Schizocoelie, die künstlichen und natürlichen Anenterulae, die Existenz der Protacoelier u. a. m. zur Genüge überzeugt. Entwickelungsähnlichkeiten lassen sich auf zufällige „coenogenetische" Konvergenz zurückführen. Das nämliche gilt von der Homologie der Keimteile; so ist z. B. ein auf die topographischen Charaktere der Leibeshöhle gestütztes Formensystem ganz unmöglich. Der Entwickelungsprozess ist ein einheitlicher Lebensprozess. Wir sind daher gar nicht berechtigt, in die Ontogenie zwei verschiedene Prinzipien hineinzutragen, jene zwei künstlichen Kategorien, deren Anfänge ebenfalls auf Haeckel (6) zurückgehen: das typische Lagerungsverhältnis und die histologisch morphologische Differenzierung. Jedes tierische Wesen ist von Grund aus und von Anbeginn das, was es eben ist. Jedes Organ, welches seinen Organismus zusammensetzt, gehört von Haus aus ihm selbst an, als sein individuelles Lebensprodukt, und ist keinem souveränen „Typus" untergeordnet.

Um selbst die Möglichkeit eines Missverständnisses auszuschliessen, sei noch hinzugefügt, dass wir gar nicht behaupten, der Darm oder das „Mesoderm" des Organismus A, B und C seien nicht homolog, sondern dass wir die im gegebenen Falle existierende Homologie aus der Form allein nicht herauslesen können, wenn wir auch das morphologische Thatsachengebiet bis ins feinste Detail kennen würden. Im Gegenteil; wir gäben es gerne zu, dass jedes Organ*) homolog ist, nur nicht als rein morphologische Erscheinung betrachtet; und ausschliesslich an diese wird immer gedacht, wenn auch in der Definition der Homologie ein physiologisches Moment genannt wird Der scheinbare Gegensatz erklärt sich einfach dadurch, dass die landläufigen Ausdrücke, analog und homolog, unnatürliche Kategorien sind. Daher auch die fortwährende Schwankung in ihrer Anwendung.

Wir wollen noch der in der Entwickelungsgeschichte so allgemein verbreiteten Erscheinung der sogenannten Rudimentärorgane gedenken, in deren Nähe auch die provisorischen oder Larvalorgane gehören dürften. Auch diese Erscheinungen werden vom historisierenden Standpunkte aus in überaus seichter Weise erklärt und sind in der Wirklichkeit nur einer in unserem Sinne vervollständigten Analyse zugänglich. Beispiele sind eigentlich überflüssig. Wer ist imstande bei Betrachtung der auf Taf. VI schematisch skizzierten Trochophora von *Patella* zu entscheiden, was an ihr rückgebildet und was coenogenetisch ergänzt worden ist? Oder — um auf mein Spezialgebiet zu kommen — wie wären die vier Blindsäcke, welche bei gewissen Amphipoden vor den Hepatopankreas-Drüsen auf kurze Zeit entstehen, um bald zu obliterieren, auf dem Boden gastraealer Umwandlungslehre aufzufassen? Es giebt Fälle, wo das definitive Organ erst geraume Zeit nach Rückbildung eines provisorischen, analog gedeuteten Organes angelegt wird; wenn die bisherige morphogenetische Erklärungsweise die Existenz von Jugendorganen aus der Palingenese ableitet, wie sind dann die organlosen Zwischenstadien aufzufassen, da die Annahme einer Ahnenreihe ohne jenes Organ durchaus unzulässig ist? Ebensowenig ist es bis jetzt gelungen, die Belastung und Entlastung der Keimzelle mit dem Nahrungsdotter mit den Furchungsvorgängen endgiltig in Beziehung zu bringen. Daran ist nicht etwa die noch mangelhafte Kenntnis

*) Ob Organe, Zellgruppen, Zellen oder gar nur Bestandteile des Eies mit einander homologisiert werden sollen, ist nicht von Belang.

einschlägiger Verhältnisse bei Übergangsformen schuld. Die trefflichen Untersuchungen neuerer Zeit über die Entwickelung der Dipnoer, der Gymnophionen und anderer interessanter Vertebratengruppen haben weder die bestehenden Zweifel über die Abstammung der Anamniergruppen zerstreut, noch zum Verständnis analoger Vorgänge bei den Amnioten beigetragen. Um das Problem des Nährdotters zu analysieren, muss zunächst eine Reihe zielbewusster Experimente hinzukommen. Anderseits wird auch hier das Experiment allein nicht genügen, auch wenn es den Anteil physikalischer Faktoren allseitig bestimmen und dieselben ohne Rest eliminieren würde; damit wären nur gewisse Fälle teilweise erklärt; wie z. B. die Entwickelung von *Paludina*, wo nach Einbusse des Dotters, aus aequaler Furchung eine aequale Blastula hervorgeht, kein Urmesoderm in die Leibeshöhle einsinken soll etc.; der Furchungshergang bei *Ascaris* bliebe dagegen nach wie vor ein Rätsel. Da werden direkte Beobachtungen feinster, auch chemischer Vorgänge und eine allseitige Vergleichung Hand in Hand mit dem Experiment gehen müssen. Der Organismus antwortet auf die Quantität des Dotters nicht lediglich durch Änderungen in der Proportion seiner Bestandteile, rein quantitativ; das Qualitative, als das unendlich Wichtigere, läuft mit.

Diesem Gedanken nähert sich das Schema, welches von Driesch von den postulierten qualitativen Aktionen und Reaktionen im Organismus seinerzeit entworfen wurde.

Nach Goette beruht die Erklärung der Ontogenie auf der chronologischen Ableitung einzelner Entwickelungsstadien von einander. Wie sehr er irrt, zeigt schon der Umstand, dass aus morphologisch gleichwertigen Stadien, z. B. aus regelmässig geformten Blastulis oder Gastrulis sich verschiedenste Tiertypen ausbilden. Die durchgreifenden, hier zweifellos existierenden Unterschiede in der Qualität des in ähnlicher Architektur verketteten Zellmateriales entgeht der gebräuchlichen Vergleichungsmethode gänzlich. Deshalb sind die oft sehr mühselig erforschten Studienreihen für die Zwecke einer kausalen Ontogenie unbrauchbar; deshalb wurde es vorgeschlagen, eine Phylogenie der Ontogenien — nicht der einzelnen Stadien — zu vermehren (Samassa. 7). Probleme, wie dasjenige der Monophylie der Trochophora-artigen Larven oder der radiären Kreuzfigur bei der Furchung holoblastischer Eier, machen das Auftauchen derartiger Vorschläge verständlich. Morphologische Homologien sind hierbei von geringem Nutzen, was schon Kölliker (1) fühlte, indem er, als Anhänger einer polyphyletischen Deszendenzhypothese der Formenkreise, betonte, dass die Homologie keinen Beweis für gemeinsame Abstammung liefert und dass es nicht möglich wäre, Ontogenien aus der Phylogenie zu deduzieren. Es ist ja bekannt, dass gleiche mechanische Ursachen des öfteren auffallende Konvergenz der Entwickelung, unabhängig vom Grade der Verwandtschaft zur Folge haben. Wir stehen nicht an, offen zu sagen, dass wir gerade in der Konvergenz ein äusserst schwieriges Problem und vielleicht den Gipfel aller Entwickelungsprobleme erblicken: an der Frage der mimetischen Nachahmung (Mimicry) tritt die ganze Unzulänglichkeit, ja die prinzipielle Ohnmacht der Deszendenztheorie zu Tage. Und wenn wir eine Raupe von einer Assel, eine Assel von einem Tausendfuss oft erst nach eingehender Untersuchung zu unterscheiden vermögen, warum sollte das Mimicry-Prinzip gerade in der Embryonalperiode, in den Furchungsbildern vollständig fehlen, wo zahllose Eisorten in gleichen Lebensbedingungen als Plankton umhertreiben? Das Extreme in den Anschauungen Haeckels wurde von Hatschek dahin abgeschwächt, dass Jugendstadien, denen Charaktere der betreffenden Tiergruppe zukommen, noch nicht eine entsprechende phyletische Ahnenform verkörpern müssen, dass sie vielmehr nur ein Jugendstadium der Ahnen wiederholen. Diese Korrektur genügt durchaus nicht.

Es leuchtet ein, dass sämtliche Metazoenkeime gewisse allgemeinste Züge gemeinsam haben müssen, da sie eben tierische Wesen sind und sich durch Furchung entwickeln. Dagegen gehen alle mehr spezialisierten Charaktere des Ahnentypus, als ursprüngliches Moment, unbedingt verloren. Man möge bedenken, dass es bei keinem Tiere ein Jugendstadium giebt, welches in sich die Gruppenmerkmale wirklich getreu vereinigen würde, es sei denn, dass es sich um ganz kleine taxonomische

Kategorien handelt, z. B. um den Gattungstypus. Aus diesen Gründen würden wir zu einer Diskussion gegen die Deszendenzlehre die Cuvierschen Tiertypen gar nicht heranziehen, wie es unter modernen Forschern Driesch gethan hat. Die Eizelle hat zur Aufgabe, nicht die Tektologie, die Vergesellschaftungsgeschichte zu wiederholen, sondern sich auf zweckmässigstem Wege zum Organismus zu differenzieren. Die Ontogenien sind Palimpseste, deren Entzifferung nur in der von uns auseinandergesetzten Richtung und Art der Furchung zu erhoffen ist. Ohne die morpho-physiologische Analyse vergleichen wir in den Entwickelungsgeschichten einzelner Tierformen Biographien, die in einer uns unzugänglichen Sprache geschrieben sind. Als wenn ein tauber Zuschauer Dramenaufführungen beiwohnen würde und blos auf Grund der erschauten Bewegungen des Mimen und nach dem Wechsel des Dekors eine vergleichende Kritik moderner Strömungen in der Kunst verfassen wollte. —

Noch ein instruktives Beispiel aus der Palaeontologie möge das Gesagte erläutern. Unter den formenreichen Trilobiten herrscht grosse Mannigfaltigkeit nicht nur in Bezug auf die Zahl der freien Körpersegmente, sondern auch in dem Verhältnis der Segmentenzahl bei der Larve und bei Imago. Würde sich nun jemand bei seinen Untersuchungen über die Verwandtschaft der Trilobiten untereinander auf das für Arthropoden scheinbar wichtigste Merkmal der Gliederung stützen wollen, und Formenketten mit auf- und absteigender Segmentenzahl konstruieren, dann würde er, wie es sich nach Abschätzung anderer wichtiger Organe mit aller Sicherheit ergiebt, sehr nahe Arten trennen, entfernte Formen genetisch verbinden müssen.

Was aber die Cuvierschen Typen anbelangt, so brauchen wir uns mit denselben deshalb nicht zu befassen, weil sie in ersten Larvalstadien gar nicht zu tage treten und nicht einmal zu erraten sind, so lange uns innere strukturell-physiologische Merkmale, an die es hier hauptsächlich ankommt, unzugänglich bleiben. Andere geringfügige Konvergenzen in der äusseren Form sind kaum zu verwerten, indem sie — zufälligerweise auf den Typus bezogen — ebenso gut auf ganz andere Ursachen, auf die Beschaffenheit und Menge der Deutoplasmas, auf den Aufenthalt im Eiweis oder im Wasser u. s. f. zurückgehen könnten. Haben wir doch des öfteren auf den entscheidenden Umstand hingewiesen, dass selbst die polare Orientierung, dieses einfachste Fundament der tektonischen Entwickelung in geschlossenen Tierkreisen, in den „Typen“ keineswegs fixiert ist, indem der larvale Mund bei der einen Form am animalen Pole, bei einer zweiten am vegetativen zum Durchbruch gelangt. Von dem einseitigen Gesichtspunkte der Formenlehre lässt sich also nichts erklären. Einen unvergleichlich umfassenderen Standpunkt bedeutet die physiologische Morphogenie.

Nimmt man sie an, dann werden auch sämtliche Spezialfragen eine Umwandlung erfahren müssen. Die Gastrulation ist ja ebenfalls nur ein Spezialfall unter vielen anderen, ebenso möglichen. Unser Standpunkt bringt aber mit sich das Bedürfnis einer grundsätzlichen Wandlung in der Denkweise, im vergleichenden Folgern. Es werden z. B., bis in die neueste Zeit, Mesodermtheorien konstruiert. Im Rahmen unserer physiologischen Morphogenie wäre ein solches Beginnen von vorn herein unmöglich. Wir kennen nicht das Problem, ob die Mesodermzellen oder die Coelomtaschen primär, respektive sekundär sind. Wollten wir über die Kasuistik der Mesodermentstehung, wie sie sich vor uns in den Gestalten der Embryonalstadien ausbreitet, Theorien entwerfen, so müssten wir höchst wahrscheinlich derer so viele konstruieren, wie viel Ontogenien uns bekannt sind. Uns interessiert die Thatsache, dass die Gonaden in verschiedensten Gegenden des werdenden Organismus zur Differenzierung gelangen, und danach richten wir unsere vorausblickenden Schlüsse. —

Als vor mehreren Dezennien das biogenetische Grundgesetz veröffentlicht wurde, hat ihm Haeckel (1, Bd. II, Thesen) nachgerühmt, es sei von nun das Verhältnis der Ontogenie zur Phylogenie mechanistisch-kausal erklärlich geworden (kausal im Sinne Kants und Schopenhauers). Aus einer Blastula leitet er mechanistisch-kausal eine Gastrula ab, aus dieser eine Chordula u. s. w. Wie es um diese Kausalität bestellt ist, haben wir schon im III. Kapitel gesehen. Wenn man sich übrigens

die aus den Begriffen: Palingenese und Coenogenese abgeleiteten Kategorien Haeckels „herediv“ und „adaptiv“ vor Augen hält, so überzeugt man sich, dass die vermeintliche Kausalität nur für heredive Eigenschaften des Organismus zu gelten hätte, während für die adaptiven eine andere, mit der ersteren konkommittente Kausalität gesucht werden müsste. Man dürfte ferner nur die ersteren miteinander homologisieren. Es stellt sich also heraus, dass durch die vermeintliche kausale Vertiefung der Ontogenie ein unheilbarer Riss in die einheitliche Entwickelungswissenschaft gebracht wird, dem wir bei praktischer Anwendung des Prinzips völlig ratlos gegenüberstehen. Der Exemplifikation halber zitieren wir einen jener kürzlich erwähnten Fälle, wo temporäre Organe durch ultimäre ersetzt werden. Bevor im Säugetierembryo die Metanephridien nach der Involution der sogenannten Mesonephridien angelegt werden, existiert nach S. Weber eine Phase ohne Nephridien. Sind nun die Metanephridien adaptiv oder herediv? Für die nierenlose Periode wäre unzweifelhaft die Kategorie: adaptiv zu wählen sein. Die Zumutung einer solchen Annahme wäre indessen so unsinnig, dass mit ihr nicht nur diese Zweifältigkeit des morphogenetischen Geschehens fällt, sondern das ganze Gebäude jener historisierenden Kausalwissenschaft ins Wanken gerät. Das Spiel mit den primären, sekundären, tertiären Momenten in der Entwickelung wird jedoch nicht nur durch die Embryonalontogenie als nichtig erwiesen. Auch die Erscheinungen der Gemmation und Regeneration bezeugen, dass es ein Schattenspiel war. Dies liegt so sehr auf der Hand, dass wir von einer besonderen Diskussion über die Beurteilung dieser wichtigen Entwickelungsmodalitäten absehen, nachdem wir uns darüber bereits im vorigen Abschnitte kurz ausgesprochen haben. — Formen aus Formen kausal zu erklären, ist ein Ding der Unmöglichkeit. Ein bogenförmig gekrümmtes Rohrstück wird nach Aufhebung des Druckes wieder gerade nicht deshalb, weil es früher bogenförmig war, weil es rund und aus feinen parallelen Röhrchen zusammengesetzt ist, sondern deshalb, weil seiner strukturellen Beschaffenheit die Akzidenz der Elastizität zukommt.

Anderseits reicht auch die physiologische Beschaffenheit des Keimmateriales nicht zu kausaler Erklärung hin. Die erst von W. Preyer schärfer präzisierte historisierende, also genetische Physiologie ist kein Gegenstück der morphologischen Entwickelungsgeschichte. Die angestrebte Erklärung wird erst durch eine wirklich eindeutige und daher erschöpfende Beschreibung erzielt werden, wie sie nur auf dem Boden einer physiologischen Morphogenie möglich wäre. Die Natur unseres Gegenstandes bringt es mit sich, dass die vertiefte Einsicht in das Wesentliche an den entwickelungsgeschichtlichen Befunden fast ausschliesslich in der Art, wie wir vergleichen, zum Ausdruck kommen kann.

Ohne der Fülle der beobachteten Entwickelungsthatsachen von unseren Thesen aus mehr als billig vorzugreifen, könnten wir auf die letzte Frage wenigstens andeutungsweise eingehen: wie werden wir vergleichen? was wird für uns „homolog“ sein, um auf dieses berüchtigte Wort zurückzukommen. Wenn wir der Sache bis auf den Grund gehen, dort wo das Gebiet der Lebenserscheinungen an das Metaphysische grenzt, dann müssen wir wohl sagen, dass homolog für uns, streng genommen, nur das Leben selbst ist. Wir glauben nicht, dass jemand gegen diesen Satz Einwand erheben wird. Aber dieser Satz sagt sowohl für Taxonomie als für Physiologie zu wenig aus, und wiederum zu viel. Es wäre dann nämlich in der Praxis wohl alles homolog. Alles das nämlich, was zu den Postulaten des Lebens gehört, wie die Einrichtungen für Ernährung und Ausscheidung, wie bei höheren Organismen das Umlaufssystem, die Leibeshöhle u. s. f. Also wirklich alles, denn an funktionslose Bestandteile in den Organismen können wir einmal nicht glauben. Homolog in diesem Sinne sind ferner alle Knospungs- und Regenerationsfälle Homolog sind alle Zellen infolge ihrer totalen Prospektivität. Homolog ist schliesslich auch die Anpassungsfähigkeit. Die Zellen passen sich der Aussenwelt und sich selbst unter einander an. Die Aufgabe der vergleichenden Forschung (nicht der reinen Lebensforschung) besteht somit zunächst in der näheren Bestimmung des Einflusses, den die Zellen des abgefurchten Keimes und des Embryo aufeinander ausüben, sowie in der Auffindung der Wege, auf denen die gleichzeitigen und koordinierten Funktionen der Zellen

zur Entwickelung gelangten. Man vergesse auch zweierlei nicht: erstens dass diese Koordination auch für Organe von Geltung ist, zweitens — in Bezug auf das historische Moment — dass Entwickelung und Umwandlung in der Biologie Synonyme sind. Das letztere heben wir zum zweiten Mal mit Nachdruck hervor, weil die Aufgaben der sogenannten Biomechanik in unserem Arbeitsprogramm implicite und ohne Umformulierung enthalten sind, indessen in neuerer Zeit jene zweifache Relation mehrmals behauptet wurde. Insbesondere meint Driesch, bloss die Anpassungshöhe stehe mit den Verhältnissen der Aussenwelt im Zusammenhange, welche ihr gegenüber die Bedeutung von umwandelnden Anstössen haben: die Organisationshöhe bleibe hingegen von denselben unberührt und hänge nur von inneren Qualitäten ab.*) Wenn ich die Schriften Mehnerts richtig verstehe, liege das Fundament der biologischen Kausalität in der Erkenntnis, dass die funktional-phyletischen Ursachen der Entwickelung in rein epigenetische (phylogenetisches) und rein evolutive (ontogenetisches Moment) zu zerlegen sind. Auch der treffliche Denker G. Wolff hält die ontogenetische „Zweckmässigkeit" unrichtiger Weise nur für eine Vorarbeit der Anpassungszwecksmässigkeit. Es war unsere Pflicht, auf diesen Widerspruch zwischen unserer und der Auffassung so hervorragender Forscher aufmerksam zu machen. Um angesichts der gewaltigen Fülle des in diesem Abschnitte in gedrängtester Kürze abgehandelten Stoffes durch einen erkenntnistheoretischen Exkurs den Gedankengang nicht zu verwirren, sehen wir an dieser Stelle von einer Auseinandersetzung über die Begriffe der kausalen und teleologischen Erklärung ab. Wir kennen aber keine Zweckmässigkeit, die nicht zugleich Anpassungszweckmässigkeit wäre. Es giebt keine besondere Physiologie der Individualentwickelung und der Umwandlung, wie es etwa eine besondere Physiologie der Assimilation und der Exkretion giebt, von welch letzteren man übrigens keine betreiben könnte, wenn man die andere vernachlässigen würde.

Umwandlung und Entwickelung — diese Kategorien sind nichts als Arbeitsbegriffe unseres Denkens. Deshalb ist unser Programm vollständig, denn es umfasst das Ganze; das Programm der Entwickelungsmechaniker, wie es von ihrem genialen Führer formuliert wird, ist dagegen unvollständig und infolge der erwähnten Spaltung der Entwickelungsphänomene in zweierlei Geschehnisse leider auch unausführbar. Man kann den von Driesch, zunächst in dessen „Maschinentheorie" eingenommenen Standpunkt in folgender Weise präzisieren, deren Driesch selbst nicht gewärtig sein dürfte: die Biomechanik ist ein Gegenstück zur deszendenztheoretischen Forschung. Wie Darwin und seine Schüler bemüht waren, das Wesen der Umwandlung ohne Kenntnis der inneren Vorgänge zu ermitteln, ebenso sind die Entwickelungsmechaniker bemüht, das Wesen dieser ohne die immanenten Effekte jener zu erschliessen.

Das individuelle Leben — also das Leben als solches — macht keinen Schritt ohne Umwandlung sonst wäre es kein Leben, sondern ein Verharren. Dies erhellt aus dem Verhältnis der Form (als Struktur) zur physiologischen Qualität (als Funktion). Jedem physiologischen Vorgang ist ein sichtbarer, materieller Zustand des Lebenden zugeordnet, wäre er auch bloss ultramikroskopisch oder ultrachemisch qualifizierbar. Diese Vorgänge verändern sich ohne Unterlass im Lebenslaufe eines und desselben Organismus, nicht nur im Sinne des Alterns, sondern auch absolut, so dass das Lebensstadium n bei der nächsten Generation von demselben Stadium der gegenwärtigen Generation um ein Differential verschieden sein wird. Die Differentiale werden sodann phyletisch summiert. Nun haben wir folgende, tief in das Wesen der Lebensformen einschneidende Gedankenreihen festzuhalten. Erstens, müsste man in Anbetracht dessen, dass die Individuation bei verschiedensten Lebewesen in verschiedenster Weise durchgeführt ist, die gegenseitigen Gebiete der Entwickelungsphysiologie und der Umwandlungsphysiologie für jede einzelne Spezies verschieben und im besonderen ermitteln.

*) Vergl. Driesch „Maschinentheorie des Lebens" (Biol. Zentralblatt, Bd. XVI, 1896) p. 359—361.

Zweitens, in Anbetracht dessen, dass die Keimzelle der Generation n von der Keimzelle der Generation n—1 um ein Differential verschieden ist, muss man, um die Lebensgeschichte einer solchen Zelle zu begreifen, auch die Ursachen verstehen lernen, durch welche jene Wandlung veranlasst wird. Mit individueller Entfaltung läuft individuelle Phylogenie mit. Ontogenetische Evolution ist nicht eine Folge phylogenetischer Epigenese, sondern sie ist diese selbst. Wir sind bereits in einem früheren Abschnitte zu der Überzeugung gelangt, dass es keine Epigenese giebt — im Sinne eines selbständigen Faktors oder Faktorenkomplexes. Von diesem Gesichtspunkte aus, ist es kein Ding der Unmöglichkeit — wie es der eine oder andere Biolog annehmen dürfte — nur die wechselseitigen Verhältnisse der Organismen einst zeitlich und räumlich fassen zu lernen und gewisse heute noch durchaus unanalisierbare Komplexe schärfer zu umreissen lernen. Von Epigenese könnte nur in dem Falle die Rede sein, wenn wir im Stande wären, die Organismen in wirklich neue Aussenweltsverhältnisse — also in extraplanetarische — zu versetzen. Denn das Leben strömt ja gerade am Leitfaden der (anorganischen, kosmischen) Weltverhältnisse dahin, es ist gewissermassen — dies sei aber sehr vorsichtig gesagt! — eine Funktion derselben. Wie kompliziert also und wie durchgreifend auch die Experimente wären, und wie unerwartete, überraschende Reaktionen die geprüften Organismen als Beantwortung so extremer Reize auch zeigen würden, so werden wir doch nichts epigenetisches, d. i. qualitativ neues an denselben erleben, weil wir eben kein neues Element mit dem Lebenden in Kontakt bringen können, sondern nur jene Elemente verändern, aus denen heraus und an welchen mit das Leben läuft.

Jenes wäre demnach für uns nicht erreichbar. Aber unser Ideengang führt uns einem neuen Ausblick entgegen. Wenn das Leben, hier rein materiell genommen, nichts anderes ist als eine Funktion des kosmischen Organismus, so wäre folglich aus den physiko-chemisch zugänglichen (also zugänglicheren) Elementen der Aussenwelt auf die Grundstruktur- und Grundbeschaffenheit des Lebenden, und von dem letzteren aus auf die Gesetzlichkeit in der Aussenwelt zu schliessen. Wäre nun einmal auf diese Weise in unserem Wissen die Phase der sogenannten statischen Teleologie (im Sinne von Driesch) überwunden, dann liesse sich von der Urstruktur aus, welche, nebenbei bemerkt, nicht ungeheuer viel komplizierter zu sein brauchte als etwa der Schaum einer Flüssigkeit, bei Kenntnis der äusseren Daten, die gesamte Lebensgeschichte, wie aus einer mathematischen Aufstellung ein Rechenexempel, entwickeln.

Das Ideal eines kausalen Wissens wäre es freilich, das Leben in elementare Geschehensarten derart zu zerlegen, dass man sie im Sinne eines mathematischen Schemas in quantitativ formulierten Wechselbeziehungen betrachten könnte. Es handelt sich hier um eine mathematische Lebenstheorie, an deren Hand sich biologische Relationen so exakt darstellen liessen, wie etwa gewisse thermische Erscheinungen mit Hilfe der Fourierschen Wärmetheorie, welche das thatsächliche Verhältnis zwischen dem Wärmegrade der Körper und der Geschwindigkeit des Temperaturausgleiches so sicher zum Ausdruck bringt. Entwickelungsgeschichtliche Resultate der Lebewesen wären sodann bei gegebenen Bedingungen aus den bis zur mathematisch quantitativer Darstellungsmöglichkeit analysierten Elementen des Lebens mit ähnlicher Eindeutigkeit und Sicherheit zu entwickeln, wie nach einem mathematischen Paradigma die einzelnen, verschieden bedingten Rechenexempel. Mit Recht glauben wir uns auf dem Gipfel des Wissens von der Natur erst dann zu befinden, wenn wir im Stande sind, die Naturvorgänge nicht durch qualitative, sondern durch quantitative Elemente darzustellen. Die Art unserer phyletisch entwickelten Denkweise bringt es mit sich, dass wir, im Streben nach wissenschaftlich konziser Beschreibung der Erscheinungen auf die Zurückführung der Natur an einheitliche Urelemente und auf ein „Gesetz" abzielen, wobei wir das von uns strebend Vermutete nicht als Idee, nicht als Theorie, sondern als eine – beinahe apriorische Selbstverständlichkeit auffassen. Bevor wir indess selbst das heterogene Thatsachengebiet der Physik in einer einheitlichen Auffassung bewältigen, bevor wir die Natur mit ihren Qualitäten in eine räumlich unterscheidbare, zusammenhängende Summe von Energiegrössen zerlegen,

wie dies etwa Ostwald in dessen unphilosophischer „Naturphilosophie" vorgeschwebt haben mag, hat die Biologie noch einen gar gewaltigen Weg zurückzulegen, so dass wir uns über das physiognomische Bild dieser Wissenschaft zu jener Zeit nicht einmal vermutungsweise aussprechen können. Wären wir heute schon in der Lage, Ontogenien als Gleichungen deduktiv zu behandeln, so wäre vorerst zu konstatieren, dass hier jeder Einzelfall nicht nur eine eigene qualitative Spezifikation, sondern auch dieselben Spezifikationen in verschiedenem Grade besitzen müsste, woraus erhellt, dass es keine echten Gleichungen wären. Nur das Stoffliche und das Gesetzliche, als Ausgangspunkte des Lebens, würden stets dieselben bleiben, wenn auch es sehr denkmöglich ist, auch diese unterlägen, wie die Tierspezies. im Laufe der Zeit einer Umwandlung von unfassbar kleinem Differential.

Dass der Schlüssel zur deduktiven Lösung jener Gleichungen nicht in der Mechanik zu suchen ist, dürfte einleuchten; Mach, der Physiker, erhofft von der Zukunft Aufdeckung von Gesetzen, welchen die Mechanik als ein Spezialfall unter vielen subordiniert sein wird.

Es wurde mathematischerseits versucht, die Selektionslehre mathematisch zu formulieren, um den angeblichen, mit diesem Prinzip verbundenen Fortschritt anschaulich zu machen. Dies war eine Täuschung. Wir haben auch damals gegen den mathematischen Darwinismus sofort Stellung genommen und bei jener Gelegenheit der Selektionslehre die wohl kürzeste Formulierung gegeben, die sie je erfahren hat: sie sei eine Prüfung der Allgemeingiltigkeit des Ein-mal-eins an biologischen Objekten. Die Selektionslehre beginnt ihre „Erklärung" der Formen mit zwei kolossalen Komponentenkomplexen, Variabilität und Vererbung. Abgesehen davon, dass die zweite implicite durch die erste bedingt wird, ist es ein Ausgangspunkt, welcher der Wahl einer „Vis vitalis" als Ausgangspunkt für kausale Formenerklärung in nichts nachstehen würde. Das ist die ganze philosophische Kritik, die wir über den Darwinismus führen können. Von positivem Nutzen ist dieses Prinzip nur im Bereiche gut bekannter Tiergruppen, wo ihm ein namhafter Orientierungswert nicht abgesprochen werden kann. Die Selektionslehre verhilft bloss zur Erklärung des Dass, nicht des Wie. Darwin selbst hat zugegeben,*) der schwächste Punkt seiner Lehre liege darin, dass dieselbe neben der Zuchtwahl (mathematisches Prinzip) zu wenig den Einfluss der Nahrung, der Temperatur etc. und die jenseits von Nutzen und Schaden liegende Variabilität berücksichtigt. Doch auch dieser Selbstanklage liegt eine Auffassung der Lebenserscheinungen zu Grunde, welche von der unserigen wesentlich abweicht. Jede Variabilität. weil sie da ist, bringt darin einen Beweis ihrer Nützlichkeit. Den Luxus überflüssiger Belastung, Ausstattung, Ausschmückung der Tierarten erlaubt sich die Natur nicht. Deshalb kennen wir auch keine funktionslosen Organe; und der Leser findet selbst Belege dafür, dass wir logisch denken.

Die Deszendenzlehre wird auch von Biomechanikern bekämpft, wiewohl aus anderen Gründen. Diesen gegenüber behauptet Eisig (1, p. 260), sie seien von dem Wahne umfangen, „die einzelnen Objekte unbekümmert um ihre genetischen Beziehungen, aus sich selbst heraus erklären zu können". Sein konservatives Programm wird mit dem Wunsche erschöpft, den Vergleich der Organe bis auf die Furchungszellen durchzuführen. Wir verkennen das Umwandlungsmoment nicht, wie die Biomechaniker, behaupten aber zugleich, dass eine Forschung nach jenem zweiten Programm nur Stückwerk liefern würde.

Wir selbst haben unsere Probleme entwickelt, erläutert und formuliert, was alles einem Programme gleichkommt, weil — wie wir einleitend bemerkt haben — Programme sich aus den grundlegenden Prinzipien ergeben.

Unser Programm verschiebt den Schwerpunkt zoologischer Forschung. Es handelt sich nicht mehr um einfache Rekonstruktion des genealogischen Stammbaumes. Dieser selbst sagt uns noch nichts.

*) Vgl. Ch. Darwins „Leben und Briefe" (1), Bd. III, p. 155.

Wir wollen das Wesen der phyletischen Entwickelung erfassen, nicht deren äusseren Ausfall. Unser Programm zielt auf kausale Forschung ab, kausal im Sinne Lotzes und Schopenhauers, das heisst, wir bezwecken eine Darstellung der Formenentwickelung in ihren ursächlichen Zusammenhängen mit der sonstigen Natur. Die Aufgabe der vergleichenden Anatomie oder der gewöhnlichen, beschreibenden Embryologie besteht in blossem Beschaffen und Bereichern des Thatsachenmateriales; eine Wissenschaft ist keines von den genannten Wissensgebieten, weil sie nicht kausal sind. Nichtsdestoweniger hält so mancher Embryologe und Anatom, der vom Walten „mechanischer" Faktoren spricht oder gar an deren Allmacht glaubt, an der Überzeugung fest, aus der Form, und nur aus dieser auf die inneren Faktoren schliessen zu dürfen und das Leben erklären zu können! Und doch, was von ihnen verglichen wird, sind eben nur die Formen, gewissermassen zufällige Produkte des Lebensprozesses, und so geartet, dass sie selbst bei intensivster Beobachtung unserseits in Ermangelung weiterer Anhalte keinen eindeutigen Rückschluss auf ihre Ursachen gestatten; der Forscher aber gleicht jenem tauben Dramenkritikers, von dem wir oben gesprochen haben. — Mit dem Programme haben sich uns zugleich auch die Arbeitsmethoden ergeben, zunächst — was von tiefster, prinzipiellen Bedeutung ist — die Vergleichung des Normalgeschehens, unter stetiger Zuhilfenahme des Experimentes. Über die Verwendbarkeit des letzteren haben sich die Biologen oft ausgesprochen, vor allem Roux und Driesch, welche das Programm der „Entwickelungsmechanik" entwickelt haben. Das Experiment soll die „gestaltenden Kräfte" aus dem Lebensverbande herauslösen und uns einzeln vorführen. Über die Grenzen seiner wissenschaftlichen Ergiebigkeit gehen jedoch die Ansichten weit auseinander. Die einen behaupten, nur das Experiment allein könne überhaupt etwas erklären. Diese Ansicht wäre nur unter der Bedingung berechtigt, wenn die Lebewesen echten d. i. physikalisch-chemischen Maschinen vergleichbar wären. Sie ist unrichtig, weil es Maschinen sind, die sich selbst unaufhörlich rekonstruieren.*) Es könnte jemand vom Standpunkte der „statischen Teleologie" sagen, dass es trotzdem echte Maschinen sind, deren Betriebswerk so eingestellt wurde, dass ein Teil der geleisteten Arbeit stets auf den Maschinenkörper zurückfliesst, wir aber nur diese Thatsache selbst betrachten dürfen, indem das kreatorische Instandsetzen der Maschinen als ein metaphysisches Moment nicht mehr den exakten Forscher beschäftigen soll. Dann würde man aber viel zu weit gehen. Man kann keinen Zweifel darüber haben, dass die Lebensmaschinen als Spezies im Energienverbande der Welt sich in der Zeit, der wir uns bei unserer Forschung zum Messen und Vergleichen der Relationen bedienen, herausdifferenziert haben, folglich noch vollständig in das zu erforschende Gebiet zu stehen kommen. Der Standpunkt der statischen Teleologie ist nur dann methodologisch zulässig, wenn er bis an den Anfang der gesamten Thatsachenwelt versetzt wird. Sonst würden ja auch die Physiker der Mühe enthoben sein, die Energiespezies auf einander zurückzuführen! Andere Biologen, mit keinem geringeren als O. Hertwig an der Spitze, brauchen das Experiment eigentlich gar nicht; höchstens nur zur Kontrollierung von Ergebnissen ihrer anderweitigen Forschung. Es sei dasselbe nur für passiv verharrende, anorganische Gegenstände zu verwenden, die Lebewesen aber seien an sich ein Strom von Aktionen und Reaktionen, wobei nicht einmal ein Faktor stets dieselben Effekte hervorbringt. Wir selbst, die wir dem Experimente mehr als der phylogenetischen Forschungsmethode eines Haeckel trauen, sind schliesslich zu der vielleicht überraschenden Einsicht gekommen, dass die Vertreter jener so verschiedenen Wertschätzung des Experimentes, Driesch und Hertwig, — die Sache vom philosophisch-kritischen, d. h. formalen Standpunkte betrachtet — von der nämlichen Voraussetzung ausgehen: schätzt ja der Erstere die darwinistischen Experimente über künstliche Varietätenerzeugung u. dgl. ebenfalls gering, weil kein Deszendenztheoretiker die Sicherheit erlangen könne, ob die hervorgerufene Aberration dem willkürlich modifizierten Faktor oder etwa einer anderweitigen Modifikation der Faktoren ihre Entstehung verdankt. Da nun

*) Vgl. C. Fr. Wolff, Theoria Generationis (1759), III. Teil, § 253.

das letztere auch von den sogenannten „kausalen“ Experimenten der Biomechanik gilt, so kommt es im Grunde in beiden Fällen auf dasselbe heraus. Dem ist nicht Wunder zu nehmen, weil es die ersten Schritte sind, die gegenwärtig von der Biologie in kausal-wissenschaftlicher Richtung versucht werden und nicht einmal bekannt ist, ob der gewählte Weg wirklich zum Ziele führen kann. Das Experiment an sich muss immer unzulänglich bleiben, eben wegen der besonderen Art der Maschinen, als welche die Lebewesen angesehen werden können. Dem einfachen Ein-mal-eins gegenüber, als welches wir die Selektionslehre charakterisiert haben, hat das biomechanische Experiment den nicht zu bezweifelnden Vorrang, dass es die Qualitäten wenigstens approximativ analysierbar macht. Daher sehen wir im Experimente ein schätzenswertes Hilfsmittel, welches die Forschung ungemein beschleunigt. Wenn ich durch Driesch und Morgan erfahre, dass nach Verstümmelung des Eizellkörpers eine unvollständige Larve resultiert, so ist für mich diese Erfahrung wenigstens bezüglich der weiteren Lebensanalyse an dieser einen Tierform sehr fruchtbar. Das Experiment kann namentlich behufs Elimination physikalischer und chemischer Momente, die am Entwickelungsprozesse auftreten, aber nicht in das Wesen desselben direkt eingeschaltet sind, nützlich werden; hierher gehören mechanische Faktoren, wie die Oberflächenspannung, Osmose und die als inneres Mittel der Ontogenie erkannte Kapillarität; was sonst noch übrig bleibt, ist grösstenteils chemischer Natur.*) Die Diagnose des Experimentes als methodischen Hilfsmittels würde von der von Roux gegebenen Definition des biomechanischen Experimentes insofern abweichen, als dasselbe erstens nicht rein biologisch, sondern auch anorganisch sein darf, zweitens als es physiologisch-morphogenetisch, nicht nur morphologisch zu sein hat. Die Rouxsche Bezeichnung „kausal-analytisch“ kann füglich weggelassen werden, da das Experiment sonst kein wissenschaftliches Experiment wäre. Obwohl wir endlich weit entfernt sind, das Experiment als „Mittel“ und die Beobachtung als „Zweck“ anzusehen, müssen wir noch bemerken, dass die vergleichende Beobachtung des normalen Entwickelungsgeschehens, wie das Experiment, wirklich physiologisch-morphogenetisch sein muss, um kausale Erkenntnis zu fördern. Dann ist sie wirklich fördernd, und zwar nicht lediglich insofern, als sie das Experiment vertritt. So viel über das Verhältnis der beiden Methoden zu einander.

Es giebt aber noch eine dritte Methode zur Kausalerklärung: die Spekulation. Spekulationsrein dürfen wir uns höchstens eine fertige Wissenschaft vorstellen, die ihre Probleme vollständig gelöst hat: und dies hat bekanntlich keine einzige gethan. Ein bloss aus experimentellen und vergleichenden Beobachtungsmaterialien zusammegesetztes Wissen, ohne die über die einfachste Katalogisierung der erkannten Thatsachen hinausgehende Gedankenarbeit, könnte nicht recht fortschreiten. Da sagen wir gleich: lieber zu viel zu denken, als zu wenig. Nicht die Erfahrungsmaterialien allein besitzen die Macht, grosse Probleme zu lösen. Ja, die Theorien sind die dritte und die höchste von Untersuchungsmethoden, ohne welche besonders die Experimentierkunst allein uns nie zu allgemeinen, kausal formulierten Schlüssen berechtigen würde. Das will nicht sagen, dass es nicht verdienstliche Beiträge gäbe, die sich auf das Experiment beschränken. Nur dürfen solche Beiträge kein höheres Verdienst beanspruchen, als etwa die rein systematischen Arbeiten, welche Materialien für die phylogenetischen Spekulationen der zu Ende gehenden Periode der Zoologie zu verschaffen hatten. Neben Beiträgen dieser Art muss auch eine spekulative Verknüpfung und Ausbeutung der Ergebnisse stattfinden. Wer unsere allgemeinen Anschauungen von anderwärts kennt, der wird uns sicherlich nicht im Verdacht haben, dass wir besondere Freunde überflüssiger Spekulationen sind. Für denjenigen aber, der sich von jeder Spekulation lossprechen möchte, möge zur Beruhigung gesagt werden, dass die Spekulation in unserem Sinne nichts anderes ist, als ein Experimentieren mit richtig geformten Begriffen, um neue, unmittelbar nicht herauszulesende Orientierungsbegriffe zu gewinnen.

*) Vgl. Mach, 1, p. 354–361.

Nach so vielen Entstellungen und Fälschungen, nicht von Seite der Natur, sondern von Seite der Theoretiker, ist eine neue Zergliederung der Thatsächlichkeitselemente und Synthese neuer Begriffe überaus nötig. Die Zoologie hat in jener Sprache zu lesen verlernt, in welcher die Natur der Lebewesen zu uns thatsächlich spricht.

Die Deszendenztheorie hat das Verdienst, aus der Zoologie der Systematiker eine historische Lehre gemacht zu haben. Jetzt ist spekulative Arbeit nötig, um die letztere zu einer (kausalen) Wissenschaft zu erheben.

Es ist nicht unseres Amtes, mit neuen theoretischen Entwürfen an dieser Stelle hervorzutreten. Nicht, dass wir uns aus Stolz sagen möchten: „Hypotheses non fingo", sondern weil wir nicht in der Lage sind, dies zu thun. Selbst die genialsten Theorien haben stets eine Strecke reiner Erfahrungsarbeit zur Voraussetzung gehabt, um von jener gefestigten Bahn aus, über die Erfahrung hinauszueilen, um dann von dem vorausgegriffenen Punkte aus ihr Licht auszustrahlen und das Vordringen der Erfahrung zu leiten, zu erleichtern. Gegenwärtig leben wir aber leider in einer Periode, wo selbst jene unerlässliche Erfahrungsstrecke noch nicht genügend ausgebaut und gefestigt ist. Wir brauchen noch weitere, tiefere Analysen, die sich nie durch Hypothesen ersetzen lassen. Wir sind noch nicht in der Lage, irgendwelche „Kräfte" als Arbeitsbegriffe zu supponieren. Es könnten höchstens gewisse Spezialannahmen gemacht werden z. B. über die Einwirkung der Zellen, der Beschaffenheit der Nahrung auf den Verdauungstraktus, auf den Bau der Nephridien u. dgl. m. Ohne solche Spezialannahmen sind wir auch in der vorliegenden Arbeit nicht ausgekommen, obgleich wir es ungern und nur im Notfalle thaten. Das Schicksal der nur zu zahlreichen Hypothesen eines Spencers, Weismanns, Eimers — um nur die extremsten zu nennen, war geeignet, uns genügend einzuschüchtern.

Es erübrigt noch in Sachen der spekulativen Methode zu bemerken, dass schon die vergleichende Beobachtung fast nie vollkommen spekulationsfrei ist; allerdings nur in dem Sinne, als ohne Gedankenarbeit keine Gleichungen zu lösen sind. Zu ihrer selbst praekursorischen Lösung müssen zwei qualitative Grössen bekannt sein: die praeformierte Beschaffenheit der Keimzelle, beziehungsweise des Organismus und das epigenetische Differential der Transmutation. Nun — wird man uns zurufen — sagen wir selbst: Praeformation und Epigenese! Befinden wir uns nicht in Widerspruch mit uns selbst? Gewiss nicht; wir wiederholen, dass es zwei Fassungen desselben einheitlichen Entwickelungsgeschehens sind, wir sehen aber in diesen Kategorien zwei Hilfsbegriffe, denen bei physiologisch-morphogenetischer Arbeit ein Orientierungswert zukommen kann.

Wir sind am Schlusse. Wir haben die leitenden, theoretischen Prinzipien als veraltet erkannt, auf ein erweitertes Arbeitsgebiet hingewiesen, den Weg angedeutet, auf welchem der Schwerpunkt unserer Forschung verschoben werden könnte, und die Notwendigkeit einer solchen Verschiebung begründet.

Seit dem ersten Vortrage (2), wo wir Gelegenheit gehabt haben, unseren Standpunkt anzudeuten, wurden unsere vielfach noch unvollständigen Begriffe und allgemeinen Eindrücke ausgiebig durchgearbeitet und vielfach überlegt. Mit unserem heutigen Programm wollen wir in der Zoologie auch weiterhin eine „Abstammungslehre" kultivieren. Nur verlangt es uns nicht nach hypothetischer Konstruktion einer Phylogenie der Metazoen, sondern wir streben nach Erforschung der Metazoenphylogenie.

Jede Abstammungslehre geht notwendiger Weise über die Erfahrung hinaus und deshalb wurde ihr sogar mehrfach jede Wissenschaftlichkeit abgesprochen. Aber in der von uns bekämpften, noch immer allgemein verbreiteten Gastraealehre haben die Zoologen, von der Hauptidee getragen, die ursprünglichste Mannigfaltigkeit in der Entwickelung gänzlich aus den Augen verloren. Es werden Konjekturen, wie etwa die Auffassung der Poriferen als umgekrempelter Metazoen, der Anneliden als auf den Rücken geworfener Vertebraten, wie die Ableitung der Trochophoren von den Ctenophoren

oder wie die Parallele zwischen einer „Neurula“ und einer „Helminthula“, noch immer für wissenschaftliche Arbeit ausgegeben. Deshalb wird unsere Wissenschaft von exakten Erforschern anorganischer Gebiete verspottet. Die einstigen Losungsworte: Generelle Morphologie, allgemeine Schöpfungsgeschichte, — sind zu nichtssagenden Gemeinplätzen geworden. Das Bedürfnis neuer Losungsworte beweist, dass unsere Wissenschaft, allen falschen Leitmotiven zum Trotz, fortschreitet.

Die Placulaeaden als darmlose Urmetazoen, als Protacoelier, die uns besser wie manche andere Tiergruppe die gestaltende Natur an der Arbeit zeigen, lieferten uns den ersten Ansatz zu einer physiologisch-morphogenetischen Arbeitsmethode. Was wir mit ihr bezwecken, ist, allgemein ausgedrückt, von einer indirekten und ungefähren zu einer direkten und exakteren Beschreibung der Entwickelungsphänomene zu gelangen. Die indirekte war ausserdem falsch. Der Weg, den wir bis zu diesem vorgesteckten Ziele zurückzulegen haben, ist weit und mühsam. Aushelfend werden sich fruchtbare Theoreme von selbst einstellen.

Wir wissen noch nicht wohin sie uns führen werden. Wir können nicht einmal ahnen, in welcher Ausdrucksweise wir einst die Entwickelungsmannigfaltigkeit des Lebens beschreiben werden. Darin liegt durchaus kein Vorwurf. Mit Recht sagt Wilhelm Roux: „Je klarer das Endziel, desto weniger zu erforschen!“

Unter den neueren kombinatorischen Hilfsbegriffen wären die sogenannten „gestaltenden Kräfte“ hervorzuheben. Nun scheint es uns, dass dieser Begriff seiner Aufgabe nicht gerecht zu werden vermag; nicht, dass er formal unrichtig wäre, sondern, weil alle zu dogmatisch anmutenden Begriffe methodologisch wenig leisten. Anstatt einer Systematik der Formen würden wir an der Hand jenes Begriffes zu einer Systematik der Kräfte hingeführt, welcher ebenfalls ein zusammenfassender Oberbegriff fehlen würde.

Möge der neue gedankliche Inhalt, den wir mit dem allgemeinen Bild der Thatsachen verbunden haben, zur Konstruierung anderer, besserer Begriffe behilflich sein. Möge dasjenige, was an jenem Inhalte gegenwärtig noch als neu und befremdend auffallen möchte, recht bald zu ähnlichen Selbstverständlichkeiten werden, wie manches gewichtige Wort der überwundenen Periode.

Mit diesem Wunsche und in dieser Zuversicht schliessen wir die theoretischen Untersuchungen dieses Werkes ab.

Angeführte Litteratur.

Altmann, Richard, (1) Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1890.

Anonymus, (1) Trichoplax adhaerens. — Kosmos, Bd. XIII, Dresden 1883.

Apáthy, Stefan von, (1) Kritische Bemerkungen über das Frenzelsche Mesozoon Salinella. Eine biologische Skizze. — Biologisches Centralblatt, Bd. XII, Leipzig 1892.

Derselbe, (2) Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. I. Mitteilung. - Mitteilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel, Bd. XII, Berlin 1897.

Assheton, Richard, vide Robinson, Arthur.

Balfour, F., (1) On the morphology and system. position of Spongidae. — Quarterly Journal of Microscop. Science, Nev. Series, Vol. XIX. (Vergl. Handbuch der vergl. Embryologie, Bd. I. 1880.)

Barfurth, D., (1) Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. — Anatom. Hefte von Merkel und Bonnet. I. Abt., Bd. III, Wiesbaden 1893.

Bell, F. J., (1) Note on *Bipalium kewense* and the generic characters of Land-Planarians. — Proceed. Zoolog. Society, Jahrg. 1886. London 1886.

Beneden, Edouard van, (1) Recherches sur les Dicyémides, survivants actuels d'un embranchement des Mésozoaires. — Bulletins de l'Academie roy. des Sciences, des Lettres et des beaux Arts de Belgique. 45. Année, 2me Sér., T. 41, Bruxelles 1876.

Derselbe, (2) Recherches sur l'embryologie des Mammifères. La formation des feuillets chez le lapin. — Archives de Biologie, Tome I, 1880.

Derselbe, (3) Contribution a l'histoire des Dicyémides. — Archives de Biologie, Tome III, 1882.

Berendt, W., (1) Zur Kenntnis des Parablastes und der Keimblätterdifferenzierung im Ei der Knochenfische. — (Sonderabdruck.)

Bergh, R. S., (1) Ein moderner Theoretiker und seine Methodik. - Zoologischer Anzeiger, Bd. XIII, Leipzig 1890.

Derselbe, (2) Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden, I. Zur Entwickelung und Differenzierung des Keimstreifens von Lumbricus. — Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. L, Leipzig 1890.

Derselbe, (3) Dasselbe, II. Zur Entwickelungsgeschichte der Nephridien und der Borstensäcke. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. L, Leipzig 1890.

Derselbe, (4) Vorlesungen über allgemeine Embryologie. Wiesbaden 1895.

Bickford, E. E., (1) Notes on regeneration and heteromorphosis of Tubularian Hydroids. — Journal of Morphology, Vol. IX, Boston 1894.

Böhmig, Ludwig, (1) Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. Das Genus Graffilla v. Ihering. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. XLIII, Leipzig 1886.

Böhmig, Ludwig, (2) Die Turbellaria acoela der Plankton-Expedition. — Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. II (1895).

Bonnevie, vide Hjort.

Born, Gustav, (1) Erste Entwickelungsvorgänge. — Anatom. Hefte von Merkel und Bonnet. Ergebnisse der Anat. etc., Bd. II, 1892. Wiesbaden 1893.

Bourne, A. G., (1) On Pelomyxa viridis sp. n., and on the vesicular nature of protoplasma. — Quart. Journal Micr. Sc., N. Ser. Vol. III, 1891.

Bourne, G. C., (1) The anatomy of the Madreporarian coral Fungia. — Quart. Journal Micr. Sc., N. Ser. Vol. XXVII, 1887.

Derselbe, (2) Knospung bei mehrschichtigen Tieren, insbesondere bei Hydroiden. — Biologisches Centralblatt, Bd. XIV, Leipzig 1894.

Braem, Fr., (1) Was ist ein Keimblatt? — Biol. Centralblatt, Bd. XV, Leipzig 1895.

Brandt, K., (1) Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. II. — Mitteil. a. d. Zool. Station Neapel, Bd. IV, Berlin 1883.

Brauer, August, (1) Über die Entwickelung von Hydra. — Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. LII, Leipzig 1891.

Derselbe, (2) Über die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwickelung von Tubularia mesembryanthemum Allm. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LII, Leipzig 1891.

Derselbe, (3) Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte des Scorpions. II. — Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. LIX, Leipzig 1895.

Derselbe, (4) Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. — Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Anat. Ontog. etc., Bd. X, 1897.

Braun, M., (1) Würmer: Vermes. — H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs, Leipzig 1897.

Buch, Emil, (1) Beobachtungen an Schwämmen des Bodensees und ihre Züchtung in Aquarien. — 33/36 Ber. Ver. Natur. Off. (1895).

Bütschli, Otto, (1) Bemerkungen zur Gastraeatheorie. — Morphologisches Jahrbuch, Bd. IX, Leipzig 1884.

Derselbe, (2) Protozoa. — H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. 3 Bände. Leipzig 1880–1889.

Derselbe, (3) Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Versuche und Beobachtungen zur Lösung der Frage nach den physikalischen Bedingungen der Lebenserscheinungen. W. Engelmann, Leipzig 1892.

Castle, W. E., (1) On the cell lineage of the Ascidian egg. — Proceed. of the Americ. Acad. of Arts and Sc., Vol. XXX, 1894.

Derselbe, (2) The early embryology of Ciona intestinalis Flemming (L.) — Bullet. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll., Vol. XXVII, 1896.

Chun, Carl, (1) Die Knospungsgesetze prolif. Medusen. In: Atlantis, I. Teil. — Bibliotheca zoologica von Leuckart und Chun, Heft 19, 1895.

Derselbe, (2) Coelenterata (Hohltiere). — H. G. Bronns Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs, Bd. II, Liefg. 11, Leipzig 1896.

Claus, Carl, (1) Untersuchungen über die Organisation und Entwickelung der Medusen. Leipzig 1883.

Colucci, V., (1) Sulla rigenerazione parziale dell' occhio nei Triton. — Mem. Accad. Bologna, (5) T. I, Bologna 1891.

Conklin, E. G., (1) The embryology of Crepidula. — Journal of Morphology. Vol. XIII, Boston 1897.

Conn, H. W., (1) Development of Tubularia cristata. — Zool. Anzeiger, Bd. V, Leipzig 1882.

Danilewsky, B., (1) De l'influence de la lécithine sur la croissance et la multiplication des organismes. — Comp. Rend., Tome CXXI, Paris 1895.

Darwin, Charles, (1) Leben und Briefe von Ch. D., übersetzt von Carus. Bd. III (Jahreszahl?).

Davidoff, M. von, (1) Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Distaplia magnilarva Della Valle, einer zusammengesetzten Axidie. II. Allgemeine Entwickelungsgeschichte der Keimblätter. — Mitteil. a. d. Zool. Station Neapel, Bd. IX, Berlin 1889–91.

Delage, Yves, (1) Études histologiques sur les Planaires Rhabdocoeles Acoeles (Convoluta Schultzii O. Sch.). — Archives de Zoologie expérimentale et générale, 2me Sér., Tome IV, Paris 1886.

Derselbe, (2) Embryogénie des Éponges, Développement postlarvaire des Éponges silicieuses et fibreuses marines et d'eau douce. — Archives Zool. expér. géner., 2me Sér., Tome X, Paris 1892.

Derselbe (mit Hérouard, Edgard), (3) Traité de Zoologie concrète. Paris, Tome V, 1897, Tome VIII, 1898, Tome II 1, 1899, Tome II 2, 1901.

Della Valle, Antonio, (1) Gammarini del Golfo di Napoli. — Fauna und Flora des Golfes von Neapel, XX. Berlin 1893.

Dreyer, Friedrich, (1) Ziele und Wege der biologischen Forschung, beleuchtet an der Hand einer Gerüstbildungsmechanik. Fischer, Jena 1892.

Derselbe, (2) Studien zu Methodenlehre und Erkenntniskritik. Engelmann, Leipzig 1895.

Driesch, Hans, (1) Die mathematisch-mechanische Betrachtung morphologischer Probleme der Biologie. Eine kritische Studie. Jena 1891.

Derselbe, (2) Entwickelungs-mechanische Studien. VII. Exogastrula und Anenteria (Über die Wirkung von Wärmezufuhr auf die Larvenentwickelung der Echiniden). — Mitteil. a. d. Zool. Station Neapel, Bd. XI, Berlin 1895.

Derselbe, (3) Zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen. — Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. II, Leipzig 1895.

Derselbe, (4) Zur Analyse der Reparationsbedingungen bei Tubularia. — Vierteljahrsschrift der naturforsch. Gesellschaft in Zürich, Bd. XLI, 1896.

Derselbe, (5) Über den Anteil zufälliger individueller Verschiedenheiten an ontogenetischen Versuchsresultaten. — Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. III, Leipzig 1896.

Derselbe, (6) Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus microtuberculatus. — Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. III, Leipzig 1896.

Derselbe, (7) Über einige primäre und sekundäre Regulationen in der Entwickelung der Echinodermen. — Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. IV, Leipzig 1896.

Derselbe, (8) Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. — Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. IV, Leipzig 1896.

Driesch, Hans, und Morgan, T. H., (1) Zur Analysis der ersten Entwickelungsstadien des Ctenophoreneies. — Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. II, Leipzig 1895.

Duval, M., (1) Études sur l'embryologie des cheiroptères. — Journal Anatomie et Physiol., Vol. XXI, 1895.

Duyne, John van, (1) Über Heteromorphose bei Planarien. — Pflügers Archiv für Physiologie, Bd. LXIV, 1896.

Ehlers, E., (1) Zur Auffassung des Polyparium ambulans (Korotneff). — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XLV, Leipzig 1887.

Eimer, Th. G. H., (1) Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererbung erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen des organischen Wachsens. Ein Beitrag zur einheitlichen Auffassung der Lebewelt, Bd. I, Jena 1888.

Eisig, Hugo, (1) Zur Entwickelungsgeschichte der Capitelliden. — Mitteil. a. d. Zool. Station Neapel, Bd. XIII, Berlin 1898.

Engelmann, W., (1) Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. — Pflügers Archiv f. Physiol., Bd. XXIII, 1890.

Erlanger, Rudolf von, (1) Über den Blastoporus der anuren Amphibien, sein Schicksal und seine Beziehungen zum bleibenden After. — Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat., Bd. IV, Jena 1891.

Derselbe, (2) Zur Entwickelung von Paludina vivipara. I. Teil. — Morphologisches Jahrbuch, Bd. XVII, Leipzig 1891.

Derselbe, (3) Zur Morphologie und Embryologie eines Tardigraden (Macrobiotus macronyx). Vorläufige Mitteilung, I. — Biologisches Centralblatt, Bd. XIV, Leipzig 1894.

Derselbe, (4) Beiträge zur Morphologie der Tardigraden. I. Zur Embryologie eines Tardigraden (Macrobiotus macronyx Duj.). — Morphologisches Jahrbuch, Bd. XXII, Leipzig 1894.

Derselbe, (5) Zur Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara. — Morphologisches Jahrbuch, Bd. XXII, Leipzig 1894.

Eycleshymer, A., vide Jordan, E.

Faettinger, Alexander, (1) Note sur la formation du mésoderme dans la larve de Phoronis hippocrepia. — Archives de Biologie, Vol. III, 1882.

Faussek, V., (1) Zur Cephalopodenentwickelung. — Zoolog. Anzeiger, Bd. XIX, Leipzig 1896.

Flemming, Walter, (1) Morphologie der Zelle. — Anatom. Hefte von Merkel und Bonnet, II. Abt., Bd. VI, 1897.

Frenzel, Johannes, (1) Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens. — Zoologischer Anzeiger, Bd. XIV, Leipzig 1891.

Derselbe, (2) Das Mesozoon Salinella. — Biologisches Centralblatt, Bd. XI, Leipzig 1891.

Derselbe, (3) Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens. Salinella salve n. g. n. sp. Ein vielzelliges, infusorienartiges Tier (Mesozoon). — Archiv für Naturgeschichte, Jahrg. LVIII, Berlin 1891.

Derselbe, (4) Über die primitiven Ortsbewegungen der Organismen. — Biologisches Centralblatt, Bd. XI, Leipzig 1891.

Derselbe, (5) Die nucleoläre Kernhalbierung, eine besondere Form der amitotischen Kernteilung. — Biologisches Centralblatt, Bd. XI, Leipzig 1891.

Derselbe, (6) Biologisches über Dreissena polymorpha Pallas. — Biologisches Centralblatt, Bd. XVII, Leipzig 1897.

Garbowski, Tad., (1) Einige Bemerkungen über biologische und philosophische Probleme. Nach einem Vortrage. F. Deuticke, Leipzig und Wien 1896.

Derselbe, (2) Zur Analyse des Keimblattbegriffes. — Verhandlungen d. k. k. zool.-botan. Gesellschaft zu Wien, Jahrg. XLVII, Wien 1897.

Derselbe, (3) Amphioxus als Grundlage der Mesodermtheorie. — Anatomischer Anzeiger, Bd. XIV, Jena 1898.

Derselbe, (4) Apáthys Lehre von den leitenden Nervenelementen. — Biologisches Centralblatt, Bd. XVIII, Leipzig 1898.

Derselbe, (5) Z histologii i fizyologii Gastread. (Zur Histologie und Physiologie der Gastraeaden.) — Bulletin internat. Acad. d. Sciences, Cracovie, Février 1899.

Derselbe, (6) Teorya listków zarodkowych etc. (Die Keimblättertheorie und die modernen Richtungen in der vergleichenden Morphogenie.) Polnisch. In: Dziennik IX. Zjazdu lek. i przyr. (Verh. der IX. Versamml. polnischer Naturforscher u. Ärzte). Krakau 1900.

Gegenbaur, Carl, (1) Ontogenie und Anatomie in ihren Wechselbezügen betrachtet. — Morpholog. Jahrbuch, Bd. XV, Leipzig 1889.

Giard, Alfred, (1) Sur les Orthonectides, classe nouvelle d'animaux parasites des Echinodermes et les Turbellariés. — Comptes rendus, Année 1877, 29 oct., Paris 1877.

Derselbe, (2) L'autotomie dans la série animale. — Revue scien., Tome XXXIX, Paris 1887.

Goette, Alexander, (1) Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Würmer, I. Teil, Leipzig 1882.

Derselbe, (2) Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Tiere. III. Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte von Spongilla fluviatilis. Hamburg und Leipzig 1886.

Gould, J. Lilian, (1) Notes on the minute structure of Pelomyxa palustris (Greeff). — Quarter. Journal Microsc. Sc., N. Ser., Vol. XXXVI, 1894.

Graf, Arnold, (1) The individuality of the cell. — New York State Hosp. Bull. Utica 1897.

Graff, Ludwig von, (1) Die Organisation der Turbellaria Acoela. Leipzig 1891.

Derselbe, (2) Die Zoologie seit Darwin. Rede, gehalten etc. . . . in Graz am 4. November 1895. Graz 1896.

Greeff, R., (1) Pelomyxa palustris . . ., ein amöbenartiger Organismus des süssen Wassers. — Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. X, Bonn 1874.

Derselbe, (2) Über Erdamöben. Äussere Cuticula, Protoplasma, Granulabildung, kontraktile Behälter, Systematik. — Sitz.-Berichte Ges. Naturw. Marburg 1891 (vergl. Biologisches Centralblatt, Bd. XI, Leipzig 1891).

Gurwitsch, A., (1) Über die Einwirkung des Lithionchlorids auf die Entwickelung der Frosch- und Kröteneier (R. fusca und B. vulgaris). — Anatomischer Anzeiger, Bd. XI, Jena 1895.

Haberlandt, G., (1) Über den Bau und die Bedeutung der Chlorophyllzellen von Convoluta roscoffensis. — In: Graff (1).

Haddon, A. C., (1) Note on the blastodermic vesicle of Mammals. — Ann. Magaz Nat Hist. (5) Vol. XVI, 1885.

Haeckel, Ernst, (1) Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formenwissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenztheorie. Berlin 1866.

Derselbe, (2) Entwickelungsgeschichte der Siphonophoren. Utrecht 1869.

Derselbe, (3) Über Entwickelungsgang und Aufgabe der Zoologie. Rede, gehalten beim Eintritt in die philosophische Fakultät zu Jena am 12. Januar 1869. Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft, Bd. V, Jena 1870.

Derselbe, (4) Beiträge zur Plastidentheorie. — Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw, Bd V, Jena 1870.

Derselbe, (5) Philosophie der Kalkschwämme. — Erster Band der Monographie der Calcispongien (1872).

Derselbe, (6) Anthropogenie oder Entwickelungsgeschichte des Menschen. Gemeinverständliche, wissenschaftliche Vorträge über die Grundzüge der menschlichen Keimes- und Stammesgeschichte. Leipzig 1874

Derselbe, (7) Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Klassifikation des Tierreiches und die Homologie der Keimblätter. — Jenaische Zeitschrift f. Med u Naturw, VIII Bd, N. Folge. Bd. I, Jena 1874.

Derselbe, (8) Gastrula und die Eifurchung der Tiere — Jenaische Zeitschr. f. Med u. Naturw, IX. Bd., N. F., Bd II, Jena 1875.

Derselbe, (9) Gesammelte populäre Vorträge aus dem Gebiete der Entwickelungslehre. 2 Hefte. Bonn 1878—79.

Derselbe, (10) Ursprung und Entwickelung der tierischen Gewebe. Ein histogenetischer Beitrag zur Gastraeatheorie. — Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw., XVIII. Bd, N. F., Bd. XI, Jena 1885

Derselbe, (11) Natürliche Schöpfungsgeschichte. Gemeinverständliche, wissenschaftliche Vorträge über die Entwickelungslehre im allgemeinen und diejenige von Darwin, Goethe und Lamarck im besonderen. VIII. Aufl, Berlin 1889.

Derselbe, (12) Der Monismus als Band zwischen Religion und Wissenschaft. Glaubensbekenntnis eines Naturforschers; vorgetragen am 9. Oktober 1892 in Altenburg beim 75jähr. Jubiläum der Naturf.-Gesellschaft des Osterlandes IV. Aufl Strauss, Bonn 1893

Haeckel, Ernst, (13) Zur Phylogenie der australischen Fauna. — Denkschriften der med.-naturw. Gesellschaft zu Jena. IV. Zoologische Forschungsreisen in Australien etc., Bd. I, Liefg. 1, I, Jena 1893.

Derselbe, (14) Systematische Phylogenie der Wirbeltiere (Vertebrata). Berlin 1895.

Derselbe, (15) Systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere (Invertebrata). II. Bd. Berlin 1896.

Derselbe, (16) Über unsere gegenwärtige Kenntnis vom Ursprung des Menschen. Vortrag, gehalten ... in Cambridge ... August 1898. E. Strauss, Bonn 1898.

Hamann, O., (1) Der Organismus der Hydroidpolypen. — Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw., Bd. XV, Jena 1882.

Derselbe, (2) Über die Entstehung der Keimblätter. Ein Erklärungsversuch. — Internationale Monatsschrift f. Anat. u. Physiol, Bd. VII (1890).

Hammar, J. August, (1) Über einen primären Zusammenhang zwischen den Furchungszellen des Seeigeleies. — Archiv für mikr. Anatomie, Bd. XLVII, 1896.

Derselbe, (2) Über eine allgemein vorkommende primäre Protoplasmaverbindung zwischen den Blastomeren. — Archiv für mikr. Anatomie, Bd. XLIX, 1897.

Hansemann, David, (1) Studien über die Spezifizität, den Altruismus und die Anaplasie der Zellen, mit besonderer Berücksichtigung der Geschwülste. A. Hirschwald, Berlin 1893.

Hatschek, Berthold, (1) Embryonalentwickelung und Knospung der Pedicellina echinata. — Zeitschr. für wiss. Zoologie, Bd. XXIX, Leipzig 1877.

Derselbe, (2) Studien über Entwickelung des Amphioxus. — Arbeiten aus dem Zool. Institute der Universität Wien und der Zool. Station in Triest, herausgegeben von C. Claus, Bd. IV, Wien 1882.

Derselbe, (3) Lehrbuch der Zoologie, eine morphologische Übersicht des Tierreiches zur Einführung in das Studium dieser Wissenschaft. Liefg. I, Jena 1888.

Derselbe, (4) Über den gegenwärtigen Stand der Keimblättertheorie. — Verhandlungen der Deutschen zool. Gesellschaft ..., III. Versammlung, Leipzig 1893.

Heape, W., (1) The development of the mole (Talpa europaea). — Quarterl. Journal of Microsc. Sc., Jahrg. 1883.

Heider, Karl, (1) Zur Metamorphose der Oscarella lobularis. — Arbeiten a. d. Zool. Institut der Univ. Wien etc., Bd. VI, Wien 1886.

Derselbe, (2) Ist die Keimblätterlehre erschüttert? — Zool. Centralblatt, Bd. IV, No. 22, Leipzig 1897.

Derselbe, vide auch Korschelt, E.

Held, Hans, (1) Beiträge zur Struktur der Nervenzellen und ihrer Fortsätze. — Archiv f. Anatomie u. Physiologie, Anat. Abt. (Festschrift für Dr. W. His), Leipzig 1895 - 1897.

Henneguy, L. Félix, (1) Leçons sur la cellule, morphologie et reproduction etc. Recueillies par Fabre-Domergue Paris 1896.

Herbst, Curt, (1) Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwickelung der Tiere. I. Versuche an Seeigeleiern. — Zeitschr. f. wiss Zoologie, Bd. LV, Leipzig 1893.

Derselbe, (2) Dasselbe, II Weiteres über die morphologische Wirkung der Lithiumsalze und ihre theoretische Bedeutung. — Mitteil. a d. zool. Station zu Neapel, Bd. XI, Berlin.

Herlitzka, A., (1) Contributo allo studio della capacità evolutiva dei due primi blastomeri nell' uovo di Tritone (Triton cristatus). — Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. II, Leipzig 1895.

Hertwig, Oscar, (1) Urmund und Spina bifida. — Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXXIX, 1892.

Derselbe, (2) Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft I. Präformation oder Epigenese? Grundzüge einer Entwickelungstheorie der Organismen. Fischer, Jena 1894.

Derselbe, (3) Beiträge zur experimentellen Morphologie und Entwickelungsgeschichte. 1. Die Entwickelung des Froscheies unter dem Einfluss schwächerer und stärkerer Kochsalzlösungen. — Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XLIV, 1895.

Hertwig, Oscar, (4) Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. V. Auflage. Fischer, Jena 1896.

Derselbe, (5) Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft II. Mechanik und Biologie. Fischer, Jena 1897.

Hertwig, Richard und Oscar, (1) Die Actinien. — Jenaische Zeitschrift f. Med. u. Naturw., Bd. XIV. Jena 1880.

Hertwig, Richard, (1) Lehrbuch der Zoologie. II. Auflage. Jena 1893.

Heymons, Richard, (1) Zur Entwickelungsgeschichte von Umbrella mediterranea. — Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. LVI, Leipzig 1893.

Derselbe, (2) Die Embryonalentwickelung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung; monographisch bearbeitet. Fischer, Jena 1895.

Derselbe, (3) Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Insecta apterygota. — Sitzungs-Berichte der königl. preuss. Akademie d. Wiss. Berlin, Ber. LI, Berlin 1896.

Derselbe, (4) Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L. — Zeitschrift für wiss. Zoologie, Bd. LXII, Leipzig 1897.

Derselbe, (5) Über die Bildung und den Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. — Sitzungs-Berichte d. Gesellschaft naturf. Freunde, Jahrg. 1897, No. 7, Berlin 1897.

Derselbe, (6) Mitteilungen über die Segmentierung und den Körperbau der Myriopoden. — Sitzungs-Berichte d. preuss Akad. d. Wiss. Berlin, Ber. XL, 1897.

Derselbe, (7) Zur Entwickelungsgeschichte der Chilopoden. — Sitzungs-Berichte d. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin, Ber. XVIII, 1898

His, W., (1) Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuer entwickelungsgeschichtlicher Arbeiten. — Archiv für Anatomie und Physiologie vom Jahre 1882.

Hjort, Johann, (1) Beitrag zur Keimblätterlehre und Entwickelungsmechanik der Ascidienknospen. — Anatomischer Anzeiger, Bd. X, Jena 1895.

Derselbe, (2) Germ-layer studies based upon the development of Ascidians. — Norske Nordhavs. Expedition. Fasc. XXIII, No. 5, 1896.

Derselbe und Frl. Bonnevie, (1) Über die Knospung von Distaplia magnilarva. — Anatomischer Anzeiger, Bd. X, Jena 1895.

Holman, Lillie E., (1) Observations on the multiplication in Amoebae. Proceed. Acad. Nat. Sc., Philadelphia 1887.

Huxley, Thomas H., (1) Über unsere Kenntnis von den Ursachen der Erscheinungen in der organ. Natur. Sechs Vorlesungen etc. übersetzt von Vogt, II. Auflage, Braunschweig 1896.

Hyde, Ida H., (1) Entwickelungsgeschichte einiger Scyphomedusen. — Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVIII.

Jordan, E., und Eycleshymer, A., (1) The cleavage of the amphibian ovum. — Anatomischer Anzeiger, Bd. VII, Jena 1892.

Julin, Ch., (1) Contribution à l'histoire des Mésozoaires. Recherches sur l'organisation et le développement embryonnaire des Orthonectides. — Archives de Biologie, Vol. III, 1882.

Derselbe, (2) Recherches sur la Blastogenèse chez Distaplia magnilarva et D. rosea. — Compt. rend. d. 3ème Congr. internat. d. zool. Leyde 1895—96.

Keller, J., (1) Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süsswasserturbellarien. — Jenaische Zeitschrift für Med. und Naturw., Bd. XXVIII, Jena 1894.

Kennel, J. von, (1) Untersuchungen an neuen Turbellarien. — Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Anatomie, Bd. III, Jena 1887.

Derselbe, (2) Über Teilung und Knospung der Tiere. Dorpat 1888.

Kennel, J. von, (3) Die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden. — Sitzungs-Berichte naturf. Gesellschaft, Dorpat, Heft VI, 1891.

Kerschner, Ludwig, (1) Keimzelle und Keimblatt. Nach einem in der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu Graz gehaltenen Vortrage. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XLV, Leipzig 1887

Klaatsch, Hermann, (1) Bemerkungen über die Gastrula des Amphioxus. — Morphologisches Jahrbuch, Bd. XXV, Leipzig 1897.

Klebs, Georg, (1) Flagellatenstudien. I. Teil. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LV, Leipzig 1893.

Kleinenberg, Nicolaus, (1) Hydra. Eine anatomisch-entwickelungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.

Derselbe, (2) Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorrhynchus. Nebst Bemerkungen über die Entwickelung anderer Polychaeten. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XLIV, Leipzig 1886.

Kofoid, C. A., (1) On the early development of Limax. — Bulletin Mus. Comp. Zoöl. Harvard. Coll., Vol. XXVII, Cambridge, Mass. 1895.

Koller, C., (1) Beiträge zur Kenntnis des Hühnerkeimes im Beginne der Bebrütung. — Sitzungs-Berichte der kaiserl. Akad. d. Wiss. Wien, III. Abt., 1879

Derselbe, (2) Untersuchungen über die Blätterbildung im Hühnerkeim. — Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XX, 1882.

Kopsch, Fr., (1) Über die Zellenbewegungen während des Gastrulationsprozesses an den Eiern vom Axolotl und vom braunen Grasfrosch. — Sitzungs-Berichte naturf. Freunde Berlin, Jahrg. 1895.

Derselbe, (2) Beiträge zur Gastrulation beim Axolotl- und Frosch-Ei. — Verhandlungen der anatom. Gesellschaft, 9. Versammlung, Basel, April 1895; Anatomischer Anzeiger. Ergänzungsheft zum X. Bd., Jena 1895.

Derselbe, (3) Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an Scyllium-Embryonen. — Verhandl. d. anat. Gesellschaft . . . Versammlung Kiel 1898; Anatomischer Anzeiger. Ergänzungsheft zum XIV. Bd., Jena 1898.

Derselbe, (4) Gemeinsame Entwickelungsformen bei Wirbeltieren und Wirbellosen. — Verhandl. d. anat. Gesellschaft, Versammlung Kiel 1898; Anatomischer Anzeiger, Ergänzungsheft zum XIV. Bd., Jena 1898.

Korotneff, A., (1) Zur Kenntnis der Embryologie von Hydra. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXXVIII, Leipzig 1883.

Derselbe, (2) Zwei neue Coelenteraten. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XLV, Leipzig 1887.

Derselbe, (3) Cunoctantha und Gastreodes. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XLVII, Leipzig 1888.

Derselbe, (4) Zoologische Paradoxen. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LI, Leipzig 1891.

Korschelt, E., (1) Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden. — Festschrift für Rudolf Leuckart. Leipzig 1892.

Derselbe, (2) Referat über Wierzejski (1). — Zoologisches Centralblatt, Bd. IV, Leipzig 1897.

Korschelt, Eugen, und Heider, Karl, (1) Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. 3 Bände. Jena 1890, 1892, 1893.

Kowalewsky, Alexander Onufr., (1) Untersuchungen über die Entwickelung der Coelenteraten. — Göttinger Nachrichten, Jahrg. 1868.

Derselbe, (2) Über die Knospung der Ascidien. — Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. X, 1874.

Derselbe, (3) Zur embryonalen Entwickelung der Musciden. — Biologisches Centralblatt, Bd. II.

Kölliker, A. von, (1) Über die Darwinsche Schöpfungstheorie. Eine am 13. Februar 1864 in der phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg gehaltener Vortrag. — Engelmann, Leipzig 1864.

Derselbe, (2) Die Entwickelung der Keimblätter des Kaninchens. — Festschrift zur Feier des 300jährigen Bestehens der J. Maxim.-Universität zu Würzburg, Leipzig 1882.

Kölliker, A. von, (3) Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XL, Leipzig 1884.

Derselbe, (4) Die Energiden von Sachs im Lichte der Gewebelehre der Tiere. — Verhandlungen der phys.-med. Gesellschaft Würzburg, Neue Folge, Bd. XXXI, No. 5, Würzburg 1897.

Kulagin, Nicolaus, (1) Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte von Platygaster. — Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd LXIII, Leipzig 1897.

Kunstler, J., (1) Contributions à l'étude des Flagellés. — Bulletin de la Société zool. de France, Année 1882.

Kupffer, C., (1) Die Stammesverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbeltieren. Nebst Untersuchungen über die Entwickelung der Ascidia canina. — Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. VI, Bonn 1870.

Lameere, August, (1) Prolégomènes de Zoogénie. — Bulletin Scien. France Belg., Tome XXIII. 1891.

Lang, Arnold, (1) Über die Knospung bei Hydra und einigen Hydroidpolypen. Mit einem Vorwort von A. Weismann. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LIV, Leipzig 1892.

Derselbe, (2) Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Fischer, Jena 1894.

Lenhossék, Michael von, (1) Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen etc. II. Auflage. Berlin 1895.

Leydig, Franz, (1) Der Reiz-leitende Teil des Nervengewebes. — Archiv f. Anatomie u Physiologie, Anatom. Abt, Leipzig 1897.

Lillie, F. R., (1) The embryology of the Unionidae. A study in Cell Lineage — Journal of Morphology, Vol X, Boston 1895

Loeb, J., (1) Untersuchungen über die physiologischen Wirkungen des Sauerstoffmangels. — Archiv Physiol. v. Pflüger, Bd LXII, 1895.

Lwoff, Basilius, (1) Über einige wichtige Punkte in der Entwickelung des Amphioxus. — Biologisches Centralblatt, Bd. XII, Leipzig 1892.

Derselbe, (2) Über den Zusammenhang von Markrohr und Chorda bei Amphioxus und ähnliche Verhältnisse bei Anneliden. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LVI, Leipzig 1893.

Derselbe, (3) Über die Keimblätterbildung bei den Wirbeltieren — Biologisches Centralblatt, Bd. XIII, Leipzig 1893.

Derselbe, (4) Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbeltieren. — Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou Nouvelle Série (2), Tome 8, Année 1894, No. 2, Moscou 1895.

Maas, Otto, (1) Über die Entwickelung des Süsswasserschwammes — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. L, Leipzig 1890.

Derselbe, (2) Die Ausbildung des Kanalsystems und des Kalkskeletts bei jungen Syconen. — Verhandl. d. Deutschen zool. Gesellschaft a. d. 8 Jahresversammlung zu Heidelberg, Juni 1898; Leipzig 1898.

Derselbe, (3) Die Keimblätter der Spongien und die Metamorphose von Oscarella (Halisarca). — Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. LXIII, Leipzig 1898.

Derselbe, (4) Die Entwickelung der Spongien. — Zoolog. Centralblatt, Bd. V, Leipzig 1898.

MacBride, E. W., (1) Sedgwick's theory of the embryonic phase of ontogeny as an aid to phylogenetic theory. — Quarterl. Journal Micr. Sc., Vol. XXXVII, 1895.

Derselbe, (2) The early development of amphioxus. — Quart. Journal of Micr. Science. Vol. XL, London 1897.

Mach, Ernst, (1) Die Prinzipien der Wärmelehre, historisch-kritisch entwickelt. — Barth, Leipzig 1898.

Manfredi, L., (1) Le prime fasi dello sviluppo dell' Aplysia. Atti della R. Accademia delle Science fisiche & math., Vol. IX, 1882.

Margó, Th., (1) Die Klassifikation des Tierreichs. — Mat. nat. Berichte Ungarn, I. Bd. (1884).

Maupas, E., (1) Sur la multiplication agame de quelques métazoaires inférieurs. — Compt. rend., Tome CIX, Paris 1889.

McMurrich, J. Playfair, (1) Embryology of the Isopod Crustacea. — Journal of Morphology, Vol. XI, Boston 1895.

Mečnikow (Metschnikoff), E., (1) Spongiologische Studien. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXXII, Leipzig 1879.

Derselbe, (2) Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitivorgane. Wien 1886.

Mehnert, Ernst, (1) Die individuelle Variation des Wirbeltierembryo. — Morphologische Arbeiten von Schwalbe, Bd. V, Heft 2.

Meisenheimer, Johann, (1) Entwickelungsgeschichte von Limax maximus L. I. Teil: Furchung und Keimblätterbildung. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXII, Leipzig 1896.

Derselbe, (2) Dasselbe: II. Teil: Die Larvenperiode. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXIII, Leipzig 1898.

Meyer, Arthur, (1) Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox globator, aureus und tertius, mit Rücksicht auf die tier. Zellen. — Botanische Zeitung, Jahrg. 1896, Heft 11.

Meyer, E., (1) Die Abstammung der Anneliden. Der Ursprung der Metamerie und die Bedeutung des Mesoderms. — Biologisches Centralblatt, Bd. X, Leipzig 1890.

Michaelis, L., (1) Compendium der Entwickelungsgeschichte. Berlin 1898.

Minchin, E. A., (1) The position of Sponges in the animal kingdom. Science Progress, (2) Vol. I, (1897).

Minot, Ch. Sedgwick, (1) The concrescence theory of the vertebrate embryo. — Americ. Naturalist, Jahrg. 1889.

Mitrophanow, Paul, (1) Über den Gastrulationsvorgang bei den Amnioten. — Verhandl. d. anat. Gesellschaft . . . Versammlung Kiel 1898; Anatomischer Anzeiger. Ergänzungsheft zum XIV. Band, Jena 1898.

Mitsukuri, Kachichi, (1) On the process of gastrulation in Chelonia — Journal of the Coll. of Science, Vol. VI, Tokyo 1893.

Morgan, H., (1) A study of metamerism. — Quarterl. Journal Micr. Sc., (2) Vol. XXXVII, 1895.

Morgan, vide auch Driesch, Hans.

Monticelli, Fr. Sav., (1) Treptoplax reptans n. g. n. sp — Atti Accad. Lincei Rend., (5) Vol. II, Sem. 2, 1893.

Derselbe, (2) Adelotacta zoologica. Studii. — Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. XII, Berlin 1896.

Müller, E., (1) Über die Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation derselben bei Triton. — Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XLVII, 1896.

Nassonow, N., (1) Zur Biologie und Anatomie von Clione. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXXIX, Leipzig 1883.

Noll, F. C., (1) Über das Leben niederer Seetiere. — Berichte d. Senckenberg. Gesellschaft, Jahrg. 1890, Abt.: Berichte, Frankfurt 1890.

Nussbaum, Moriz, (1) Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. I. Die spontane und künstliche Teilung der Infusorien. — Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXVI, Bonn 1886.

Oppel, A., (1) Die Befruchtung des Reptilieneies. — Archiv für mikr. Anatomie, Bd. XXXIX, (Anatom. Anzeiger, 1891).

Perényi, J., (1) Die Entwickelung der Keimblätter und der Chorda in neuer Beleuchtung. — Anatom. Anzeiger, Bd. IV, Jena 1889.

Pfeffer, G., (1) Niedrigste Ausprägung der lebendigen Individualität und des Lebensdifferentials. (Separatabdruck v. J. 1897.)

Preyer, W., (1) Spezielle Physiologie des Embryo. Leipzig 1885.

Prowazek, Stanislaus, (1) Vitalfärbungen mit Neutralrot an Protozoen. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXIII, Leipzig 1897.

Rabl, Carl, (1) Theorie des Mesoderms, I. Teil — Morphologisches Jahrbuch, Bd. XV, Leipzig 1889.

Rabl, Carl, (2) Dasselbe. II. Teil. — Morphologisches Jahrbuch, Bd. XIX, Leipzig 1893.

Derselbe, (3) Vorwort zum I. Band der „Theorie des Mesoderms". Leipzig 1897 (p. III—XXXI).

Racovitza, E. G., (1) Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides polychètes. — Archives Zoologie expér. gen., Sér. III, Tome IV, Paris 1896.

Ray Lankester, E., (1) Notes on the embryology and classification of the animal kingdom; comprising a revision of speculation relative to the origin and significance of the Germ-layers. — Quarterly Journal of Micr. Science, Vol. XVII (N. Series), London 1877.

Reincke, F., (1) Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen. — Sitzungs-Berichte d. preuss. Akad. d. Wiss Berlin, Jahrg. 1895.

Rhumbler, Ludwig, (1) Phys. Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Teil. — Archiv f. Entwickelungsmechanik, Bd. VII, Leipzig 1898.

Robinson, Arthur, (1) Observations upon the development of the segmentation cavity, the archenteron, the germinal layers and the Amnion in Mammals. — Quart. Journal of Micr. Sc., New Series, Jahrg. 1892, London.

Robinson, Arthur und Assheton, Richard, (1) The formation and fate of the primitive streak with observations on the archenteron and germinal layers of Rana temporaria. — The quart. Journal of micr. Sc., New Ser., Vol. XXXII, part. IV.

Rossyjskaja Kojewnikowa, Marie, (1) Étude sur le développement du Gammarus pulex. — Bulletin Soc. Impér. des Naturalistes de Moscou. (Separatabdruck) Moscou 1896.

Roux, Wilhelm, (1) I. Beitrag zur Entwickelungsmechanik des Embryo. — Zeitschrift für Biologie, Bd. XXI, München 1885.

Derselbe, (2) Die Methoden zur Erzeugung halber Froschembryonen und zum Nachweis der Beziehung der ersten Furchungsebenen der Froscheier zur Medianebene des Embryo. — Anatom. Anzeiger, Bd IX, Leipzig 1894.

Derselbe, (3) Über den Anteil von „Auslösungen" an der individuellen Entwickelung. — Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. IV, Leipzig 1896.

Derselbe, (4) Zu H. Drieschs „Analyt. Theorie der organischen Entwickelung." — Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. IV, Leipzig 1896.

Derselbe, (5) Für unser Programm und seine Verwirklichung. — Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. V, Leipzig 1897. (Dasselbe in der Buchausgabe mit dem Titel: „Programm und Forschungsmethoden der Entwickelungsmechanik der Organismen." Engelmann, Leipzig 1897.)

Ryder, A. J, (1) Dynamics in evolution. — Biolog. Lect. Mar. Biol. Labor Hood's Holl., Boston (1893).

Derselbe, (2) The archistome theory. — Amer. Naturalist, Vol XIX, 1885.

Salensky, W., (1) Die Urform der Heteroplastiden. — Biologisches Centralblatt, Bd. VI, Leipzig 1886.

Samassa, Paul, (1) Zur Histologie der Ctenophoren. — Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XL, Bonn 1892.

Derselbe, (2) Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung primärer Keimblätter der Wirbeltiere. I. Teil: Selachier. — Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. II, Leipzig 1895.

Derselbe, (3) Dasselbe, II. Teil: Amphibien. — Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. II, Leipzig 1895.

Derselbe, (4) Über die Bildung der primären Keimblätter bei Wirbeltieren. — Verhandlungen der deutschen Zoolog. Gesellschaft, V. Versammlung 1895, Leipzig 1895.

Derselbe, (5) Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung primärer Keimblätter der Wirbeltiere. III. Teil: Teleostier. — Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. III, Leipzig 1896.

Derselbe, (6) Dasselbe, IV. Teil: Amphioxus. — Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. VII, Leipzig 1898.

Derselbe, (7) Bemerkungen über die Methode der vergleichenden Entwickelungsgeschichte. — Biologisches Centralblatt, Bd. XVIII, Leipzig 1898.

Sarasin, P., (1) Die Entwickelungsgeschichte der Bythinia tentaculata. Wiesbaden 1882.

Sarasin, P. und F., (1) Über die Homologie der Keimblätter im Tierreiche auf Grund des Satzes, dass die beiden Keimschichten der Gastrula nicht dem Ektoderm und Entoderm, sondern dem Blastoderm und Dotter der Vertebraten entsprechen. — Ergebnisse naturw. Forschungen, Ceylon, Bd. II (1889).

Schaper, Alfred, (1) Die frühesten Differenzierungsvorgänge im Zentralnervensystem. Kritische Studie und Versuch einer Geschichte der Entwickelung nervöser Substanz — Archiv für Entwickelungsmechanik, Bd. V. Leipzig 1897

Schaudinn, F. (1) Über die Teilung der Amoeba binucleata Gruber. — Sitzungs-Berichte d. Gesellschaft nat Freunde Berlin, 1895.

Schimkéwitsch, Wladimir, (1) Versuch einer Klassifikation des Tierreichs. — Biologisches Centralblatt, Bd XI, Leipzig 1891.

Derselbe, (2) Sur les relations génétiques de Métazoaires. — Congrès internat. Zool., 2. Sess., 2. Part., 1893

Derselbe, (3) Studien über parasitische Copepoden. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd LXI., Leipzig 1896.

Schlater, Gustav, (1) Einige Gedanken über die Vererbung. — Biologisches Centralblatt, Bd. XVI, Leipzig 1896.

Schmidt, Ferdinand, (1) Die Furchung und Keimblätterbildung der Stylommatophoren. — Zoologische Jahrbücher, Abt. f Anatomie, Bd. VII, Jena 1895

Schneider, A., (1) Über den Darmkanal der Arthropoden. — Zoologische Beiträge von A. Schneider, Bd II, 1887.

Schneider, Karl Camillo, (1) Ein Beitrag zur Phylogenie der Organismen. — Biologisches Centralblatt, Bd XI, Leipzig 1891.

Derselbe, (2) Untersuchungen über die Zelle. — Arbeiten aus dem Zool. Institut Wien und der Zool. Station Triest. Bd. IX, Wien 1891.

Schulze, Franz Eilh., (1) Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Spongien: I Über den Bau und die Entwickelung von Sycandra raphanus Haeckel. — Zeitschr. f wiss. Zoologie, Bd. XXV, Supplement.

Derselbe, (2) Dasselbe: IV. Die Familie der Aplysinidae. — Zeitschr f. wiss. Zoologie, Bd XXX, Leipzig 1878.

Derselbe, (3) Dasselbe: V. Die Metamorphose von Sycandra raphanus. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXXI, Leipzig 1879.

Derselbe, (4) Trichoplax adhaerens nov. gen, nov. spec — Zoologischer Anzeiger, Bd. VI, Leipzig 1883.

Derselbe, (5) Über Trichoplax adhaerens — Abhandlungen d. preuss. Akad. d. Wiss. Berlin, 1891.

Derselbe, (6) Über die Bezeichnung der Lage und Richtung im Tierkörper. — Sitzungs-Berichte der Gesellschaft natur Freunde, Berlin 1892. (Dasselbe im Biolog. Centralblatt, Bd. XIII, 1893.)

Derselbe, (7) Zellmembran, Pellicula, Cuticula und Crusta. — Verhandlungen der anatom. Gesellschaft auf der X. Versammlung etc., Jena 1896.

Schultze, O., (1) Zur ersten Entwickelung des braunen Grasfrosches. — Festschrift für A. v. Kölliker; Leipzig 1887.

Derselbe, (2) Die Entwickelung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von Rana fusca. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XLVII, Leipzig 1888.

Sedgwick, Adam, (1) The development of the Cape species of Peripatus. — Quart. Journal of micr. Science, (2) Vol. XXVI, London 1886.

Seeliger, O., (1) Die Entwickelungsgeschichte der sozialen Ascidien. — Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw., Bd. XVIII, Jena 1885.

Seeliger, O., (2) Die ungeschlechtliche Vermehrung der endoprokten Bryozoen. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XLIX, Leipzig 1889.

Derselbe, (3) Zur Entwickelungsgeschichte der Pyrosomen. — Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw., Bd. XXIII, Jena 1889.

Derselbe, (4) Bemerkungen zur Knospenentwickelung der Bryozoen — Zeitschr. f. wiss Zoologie, Bd. L. Leipzig 1890.

Derselbe, (5) Über das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Coelenteraten. — Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. LVIII, Leipzig 1894.

Derselbe, (6) Über Natur und allgemeine Auffassung der Knospenfortpflanzung der Metazoen. — Verhandlungen d. Deutschen zool. Gesellschaft, VI. Jahresversammlung, Bonn. Leipzig 1896.

Derselbe, (7) Referat über W. E. Castles „Embryology of Ciona intestinalis. — Zoologisches Centralblatt, Bd. V, Leipzig 1898.

Semon, Richard, (1) Die äussere Entwickelung des Ceratodus. (Fortsetzung.) — Denkschriften der mediz.-naturw. Gesellschaft, Jena. (Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel, I. Bd.: Ceratodus, 1. Liefg.), Bd. IV, Jena 1893.

Simroth, Heinrich, (1) Die Entstehung der Landtiere. Ein biologischer Versuch. Leipzig 1891.

Sobotta, Joh., (1) Die Furchung des Wirbeltiereies. — Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, von Merkel und Bonnet, Bd. VI für 1896, Wiesbaden 1897.

Derselbe, (2) Beobachtungen über den Gastrulationsvorgang beim Amphioxus — Verhandlungen der physik.-med. Gesellschaft zu Würzburg: Neue Folge, Bd. XXXI, Würzburg 1897.

Stieda, Ludwig, (1) Über anatomische etc. Litteratur Russlands. — Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, von Merkel und Bonnet, Bd. V, Wiesbaden 1896.

Stöhr, Adolf, (1) Die Vieldeutigkeit des Urteiles. Leipzig und Wien, 1895.

Derselbe, (2) Letzte Lebenseinheiten und ihr Verband in einem Keimplasma. Vom philosophischen Standpunkte besprochen. F. Deuticke, Leipzig und Wien 1897.

Strassen, O. L. zur, (1) Über das Wesen der tierischen Formbildung. — Verhandlungen d. Deutschen zool. Gesellschaft auf der VIII. Jahresversammlung zu Heidelberg, Juni 1898. Leipzig 1898.

Thiele, Johann, (1) Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Ein Beitrag zur Phylogenie der Tiere. Jenaische Zeitschr. f. Med u. Naturw., Bd. XXV, Jena 1891.

Tichomiroff, A., (1) Zur Entwickelungsgeschichte der Hydroiden. — Nachrichten der M. Gesellschaft der Liebhaber der Naturw., Anthrop. und Ethnographie. (R). Moskwa 1887.

Todaro, Francesco, (1) Sulla struttura, la maturazione e la fecondazione dell' ovo della Seps chalcides. Sopra lo sviluppo della Seps chalcides — Ricerche f. n. Laboratorio d. Anat. norm. d. Univers. Roma, Vol. III.

Tönniges, C., (1) Die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. LXI, Leipzig 1896.

Verworn, Max, (1) Psychophysiologische Protistenstudien. Jena 1889.

Derselbe, (2) Die Bewegung der lebendigen Substanz. Eine vergleichend-physiologische Untersuchung der Kontraktionserscheinungen. Jena 1892.

Derselbe, (3) Allgemeine Physiologie. Ein Grundriss der Lehre vom Leben. Jena 1895.

Derselbe, (4) Der körnige Zerfall. Ein Beitrag zur Physiologie des Todes. — Pflügers Archiv f. d. ges Physiologie, Bd LXIII. 1896.

Virchow, Hans, (1) Dottersyncytium, Keimhautrand und Beziehungen zur Concrescenztheorie. — Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Merkel und Bonnet, Bd. VI für 1896, Wiesbaden 1897.

Vogt, Carl, (1) Quelques hérésies darvinistes — Revue Scient. Tome XXXVIII, Paris 1886.

Wagner, F. von, (1) Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma, nebst allgemeinen Bemerkungen über Teilung und Knospung im Tierreiche. — Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Anatomie, Bd. IV, Jena 1891.

Derselbe, (2) Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. — Biologisches Centralblatt, Bd. XIII, Leipzig 1893.

Derselbe, (3) Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes bei Lumbriculus. — Zoologischer Anzeiger, Bd. XX, Leipzig 1897.

Wagner, J., (1) Einige Betrachtungen über die Bildung der Keimblätter, der Dotterzellen und der Embryonalhüllen bei Arthropoden. — Biologisches Centralblatt, Bd. XIV, Leipzig 1894.

Derselbe, (2) Zur Entwickelungsgeschichte der Schizopoden. — Zoologischer Anzeiger, Bd. XVII, Leipzig 1894.

Derselbe, (3) Beiträge zur Phylogenie der Arachniden. Über die Stellung der Acarinen. Die sogen Malpighischen Gefässe und die Athmungsorgane der Arachniden. — Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturw., Bd. XXIX, N. Folge Bd. XXII, Jena 1894.

Wandolleck, Benno, (1) Zur Embryonalentwickelung des Strongylus paradoxus. — Archiv f. Naturgeschichte, v. Troschel; Jahrg. LVIII, Bd. I, Berlin 1892.

Weysse, A. W., (1) On the blastodermic vesicle of Sus scrofa domesticus. — Proceedings Amer. Acad. Arts and Sciences, Bd. XXX, 1894.

Wierzejski, Ant, (1) Über die Entwickelung des Mesoderms bei Physa fontinalis L. — Biologisches Centralblatt, Bd. XVII, Leipzig 1897.

Derselbe, (2) Z embryogenii ślimaka *Physa fontinalis*. (Polnisch.) — Dziennik IX. Zjazdu lek i przyr. (Verhandl. der IX. Versamml. polnischer Naturforscher u Ärzte.) Krakau 1900.

Will, L, (1) Entwickelungsgeschichte der viviparen Aphiden. — Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Anatomie, Bd. III, Jena 1888.

Derselbe, (2) Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Reptilien; I. Die Anlage der Keimblätter beim Gecko (*Platydactylus facetanus* Sch.) — Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie, Bd. VI. Jena 1892.

Derselbe, (3) Dasselbe; II. Anlage der Keimblätter bei der menorquinischen Sumpfschildkröte (*Cistudo lutaria*). — Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Anatomie, Bd. VI, Jena 1892.

Derselbe, (4) Dasselbe, III. Die Anlage der Keimblätter bei der Eidechse (*Lacerta*). — Zoologische Jahrbücher, Abt. f Anatomie, Bd. IX., Jena 1895.

Willey, Arthur, (1) On Ctenoplana. — Quart. Journal Micr Science, New Series, Vol. XXXIX, 1896, London (1897).

Wilson, E. B., (1) Development of *Manicinia areolata*. — Journal of Morphology, Bd. II, Boston 1889.

Derselbe, (2) The embryology of the earthworm. — Journal of Morphology, Bd. III, Boston 1889.

Derselbe, (3) Amphioxus and the mosaic theory of development. — Journal of Morphology, Vol. VIII, Boston 1893.

Derselbe, (4) The embryological criterion of homology. — Biolog. Lect. Mar. Biolog. Laborat. Wood's Holl. Boston (1894).

Derselbe, (5) Considerations on cell-lineage and ancestral reminiscence, based on a reexamination of some points in the early development of Annelids and Polyclades. — Ann. New York Acad. Sc., Vol. XI, 1898.

Wolff, W., (1) Die beiden Keimblätter und der Mittelkeim. — Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXVIII, Bonn 1886.

Zeppelin, Max Graf, (1) Über den Bau und die Teilungsvorgänge von Ctenodrilus monostylos nov. spec. — Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXXIX, Leipzig 1883.

Ziegler, Heinrich Ernst, (1) Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. — Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXXII, Bonn 1888.

Derselbe, (2) Referat über Sobotta (2) und Klaatsch (1). — Zoologisches Centralblatt, Bd. IV, Leipzig 1897.

Derselbe, (3) Über den derzeitigen Stand der Coelomfrage. — Verhandl. d. Deutschen zool. Gesellschaft auf der VIII. Jahresversammlung zu Heidelberg, Juni 1898. Leipzig 1898.

Ziegler, H. E. und F., (1) Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Torpedo. — Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXXIX, Bonn 1892.

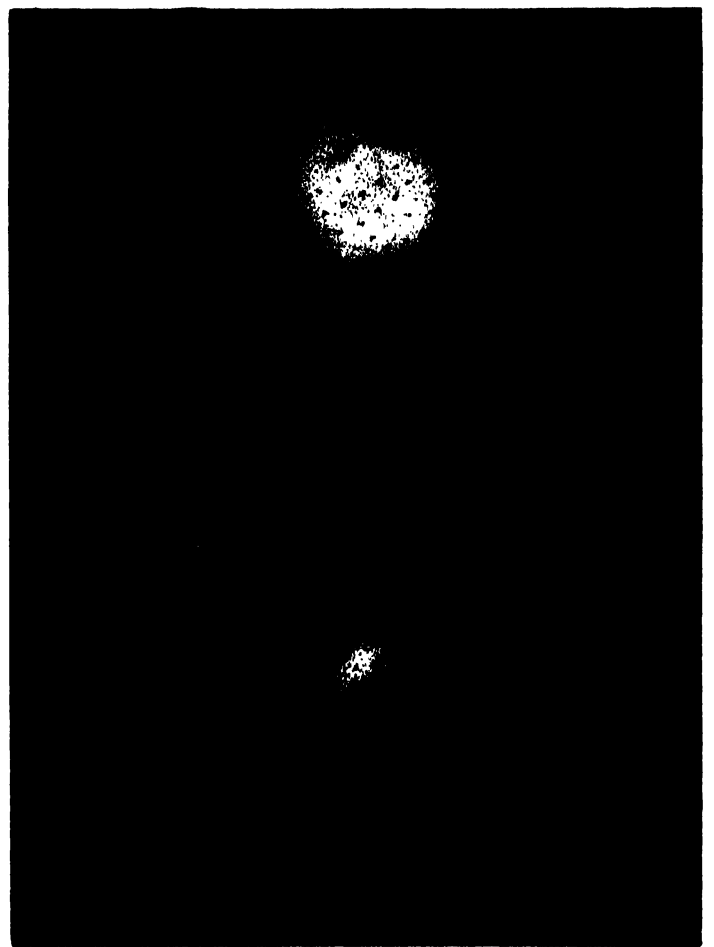
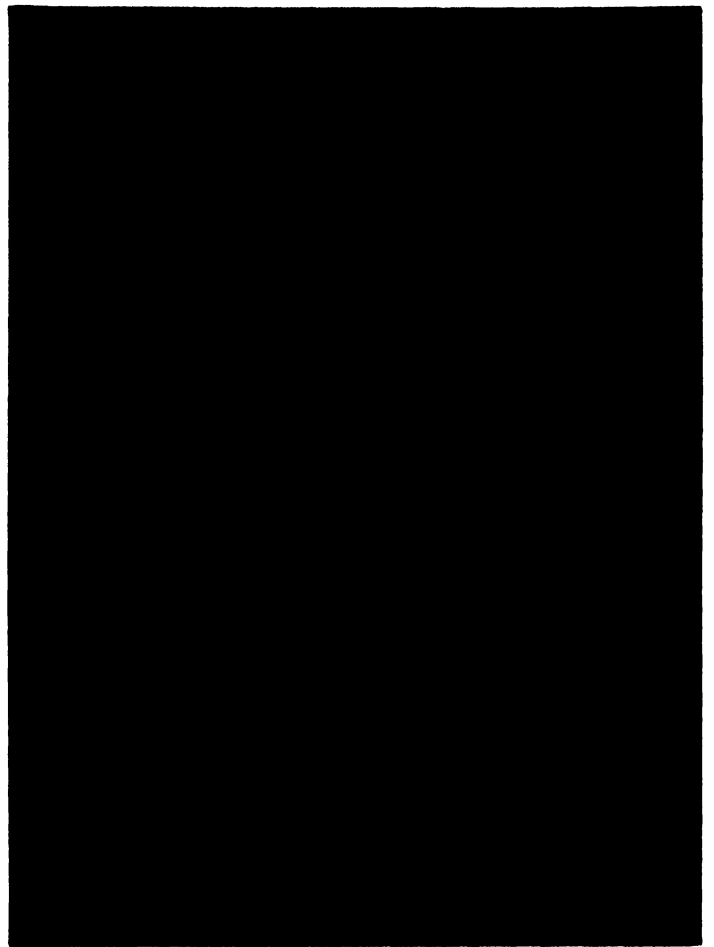
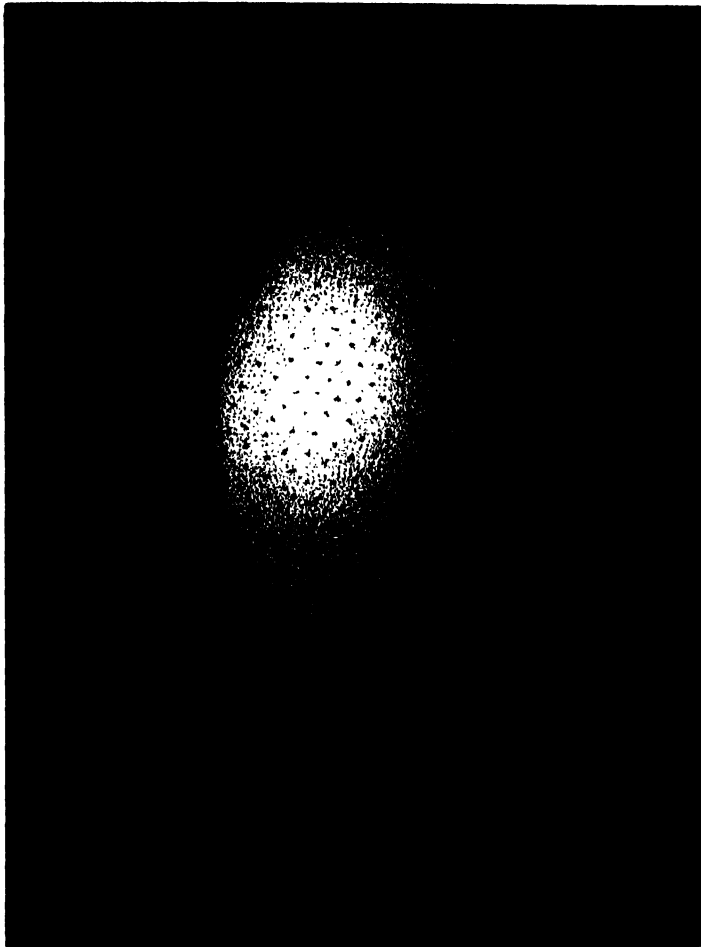
Tafel I.

Placulaeadae.

Tafel I.

Trichoplax adhaerens E. F. Schulze.

Fig. 1. Ruhende, etwas zusammengezogene Scheibe. — Intra vitam.
Fig. 2. Scheibe mit beginnender Aussackung. — Vitale Alkaliblautinktion.
Fig. 3. Scheibe mit einer blasenförmigen Aussackung. — Vitale Methylenblautinktion.
Fig. 4. Bandform mit zwei Scheiben und fein ausgezogener Endspitze. — Intra vitam.
Fig. 1a–4a. Optische Querschnitte (vertikale Durchschnitte) durch dieselben Stadien, in der Richtung der Pfeile.

Vergrösserung 50 : 1.
Die Verteilung der Einlagerungen zum Teil schematisiert.

Tafel II.

Placulaeadae.

Turbellaria acoela.

Tafel II.

Placuleadae. Turbellaria acoela.

Fig. 1. Trichoplax: vitale Alkaliblautinktion und 20 % Salpetersäure. — Optischer Querschnitt, Umbiegungsrand.

Fig. 2a c. Trichoplax; Glycerin-Hämatoxylin. — Zylinderepithelzellen mit Exkretkörperchen.

Fig. 3. Trichoplax; Silbernitrat, Glycerin-Hämatoxylin. — Enchymatische Spindelzellen mit lichtbrechenden Körperchen.

Fig. 4. Trichoplax; Überosmiumsäure, mortale Methylenblautinktion, Natriumborat, Cedernöl, Damarlack. — Exkretkörper im Parenchym.

Fig. 5. Trichoplax; Überosmiumsäure. — Glanzkugeln, rechts mit zentralem, links mit verschobenem Haupttropfen, bei verschiedener Tubuseinstellung. (Bei Auerschem Gasglühlicht gezeichnet.)

Fig. 6. Trichoplax; Überosmiumsäure, Anilinblau. — Rechts eine Exkretionszelle mit Ausscheidungsprodukten, links ein ellipsoidischer Glanzkörper. (Bei Auerschem Gasglühlicht gezeichnet.)

Fig. 7. Trichoplax; Überosmiumsäure. — Zerbröckelter Ausscheidungstropfen. (Bei Auerschem Gasglühlicht gezeichnet.)

Fig. 8. Trichoplax; dieselbe Fixierung und Beleuchtung. — Elemente aus dem Parenchym.

Fig. 9. Trichoplax; a) Goldchloridkalium, b) Goldchloridkalium, Glycerin-Hämatoxylin, c) Salpetersäure, mortale Bleu de Paris-Tinktion. — Kristalleinschlüsse.

Fig. 10. Trichoplax. — Querschnitt nach Schulze.

Fig. 11. Treptoplax nach Monticelli. — Querschnitt. Zylinderepithel nach oben gerichtet; Vergr. 600:1.

Fig. 12. Treptoplax nach Monticelli, lebend. — Isolierte Pflasterepithelzellen; 1125(?):1.

Fig. 13. Treptoplax nach Monticelli. — Subdorsaler Horizontalschnitt; Vergr. 1200:1.

Fig. 14ab. Treptoplax nach Monticelli. – Rechts der obere Teil eines optischen Querschnittes: Vergr. 1050:1. Links Enchymzellen, Vergr. 1200:1.

Fig. 15. Trichoplax; mortale Methylenblautinktion, Natriumborat, Cedernöl, Damarlack. — Eine exkretorische Zelle mit Glanzkugel und Kern.

Fig. 16. Trichoplax; Platinchlorid, Bleu de Paris. — Ventrale Exkretionszellen, rechts leer, links mit Exkret.

Fig. 17. Trichoplax; Überosmiumsäure, Methylenblau. — Dorsale Glanzkugel, rechts bei höherer, links bei tieferer Tubuseinstellung.

Fig. 18. Trichoplax; Salpetersäure, Sublimat. — Algenknollen, links bei höherer, rechts bei tieferer Tubuseinstellung.

Fig. 19 Trichoplax; Überosmiumsäure, Methylenblau, Natriumborat. — Enchymzelle mit Zooxanthellen und Glanzkörperchen.

Fig. 20. Trichoplax; Platinchlorid-Quecksilberchlorid, Glycerin-Hämatoxylin. – Ähnliches Objekt.

Fig. 21. Trichoplax; schwache Salpetersäure. – Enchym-Elemente.

Fig. 22. Trichoplax; vitale Methylenblautinktion. — Zerfliessende Randpartie.

Fig. 23. Treptoplax nach Monticelli. – Enchym-Elemente; Vergr. 750(?):1.

Fig. 24. Treptoplax nach Monticelli. — Interzellulare Enchym-Elemente; Vergr. 500(?):1.

Fig. 25. Treptoplax nach Monticelli. — Interzellulare Enchymeinschlüsse; Vergr. 750(?):1.

Fig. 26 Amphichoerus nach Graff. — Kontraktile Zellen.

Fig. 27. Amphichoerus nach Graff. — Schnitt durch die Randpartie; Cuticula, Hautmuskelschlauch und Parenchym.

Fig. 28. Amphichoerus nach Graff. — Eine Otolithenblase mit zwei Kernen.

Fig. 29. Amphichoerus nach Graff. — Ähnliche Objekte.

Fig. 30. Beroë nach Samassa. — Zwei Otolithzellen; Vergr. 750:1.

Fig. 31. Callianira nach Samassa. — Otolithzellen; Vergr. 750:1.

Vergrösserung: Zeiss, homogen. Immersions-Apochromat 2 mm, num. Ap. 1.40; Kompensations-Oc. 4–12 (18); Tubuseinstellung 15.

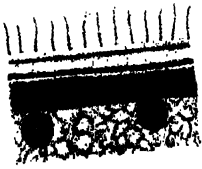
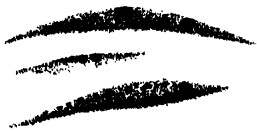
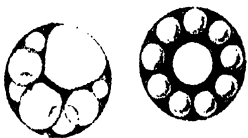
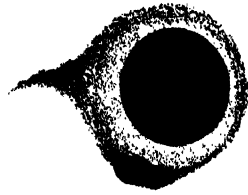
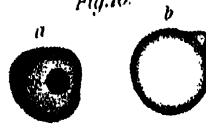
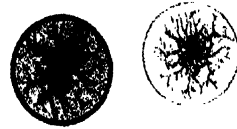



Fig. 1.
Fig. 2.
a
b
c
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 15.
Fig. 16.
a
b
Fig. 17.
Fig. 18.
Fig. 19.
Fig. 20.
Fig. 21.
Fig. 22.

Tafel III.

Placulaeadae.

Tafel III.

Placulaeadae.

Fig. 1. Trichoplax; lebend. — Cilien, Kerne, Glanzkörperchen, Exkretionstropfen, Algenknollen. Oben vier parallele Flächenfalten, unten zwei Randfalten.

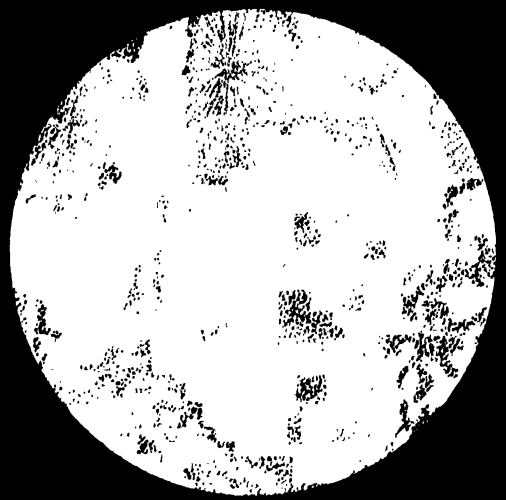
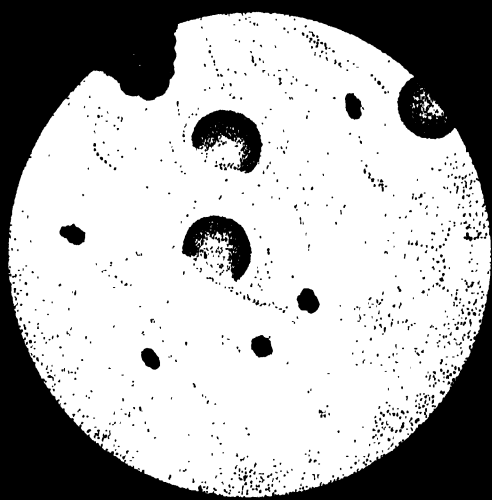
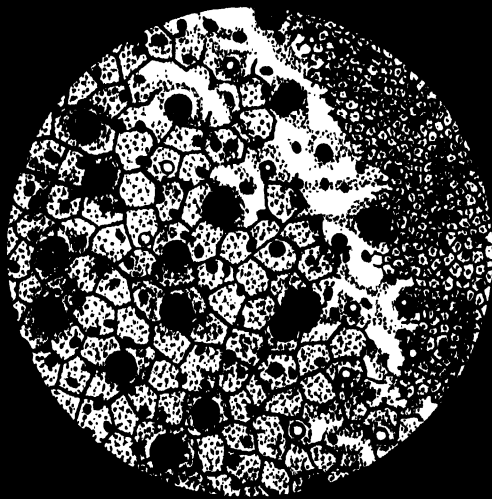
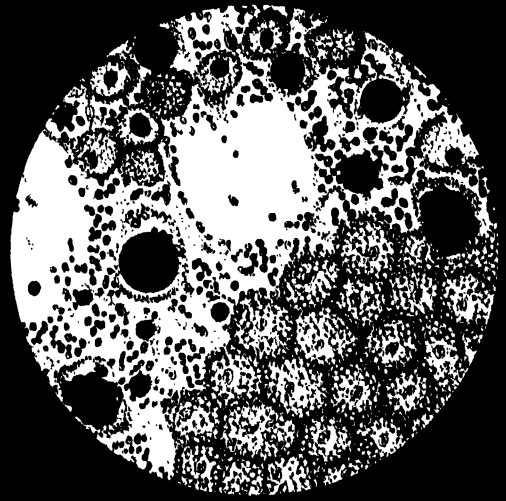
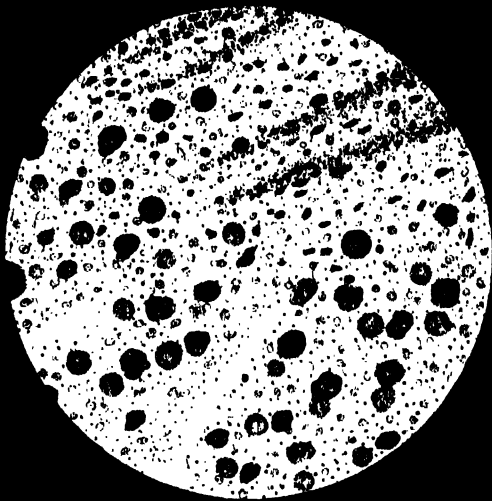
Fig. 2. Derselbe; Silbernitrat, Glycerin-Hämatoxylin. — Rechts ventrales, links dorsales Epithel. Exkretionstropfen und Algen schwarz.

Fig. 3. Derselbe; mit Alkaliblau intra vitam gefärbt. — Quetschpräparat, mit Schnittbildern kombiniert.

Fig. 4 Derselbe; Bleu de Paris, Ammoniumpikrat. Glycerin. Exkretionstropfen geschwärzt; unten rechts Zellgrenzen des Pflasterepithels.

Fig. 5 Derselbe; Goldchloridkalium, Ameisensäure, Glycerin-Hämatoxylin. Damarlack Quetschpräparat, im Parenchym mit dünnsten Schnitten kombiniert.

Fig. 6. Der explosive körnige Zerfall. Methylenblau, pikrinsaures Ammoniak, Glycerin.

Vergrösserung: Dasselbe Immersions-Apochromat wie bei Tafel II.

Tafel IV.

Zur Biologie des Trichoplax.

Tafel IV.

Zur Biologie des Trichoplax.

Fig. 1–6. Mit Methylenblau gefärbte Scheiben am Wandnetze, in sechs nacheinander folgenden Stadien. — Vergrösserung ca. 1·5 : 1.

Fig. 1. Die Scheiben um 8 Uhr morgens.

Fig. 2. Dieselben um 10 Uhr vormittags.

Fig. 3. Dieselben um 12 Uhr mittags.

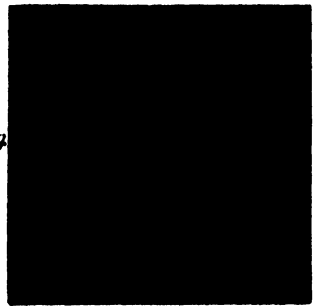
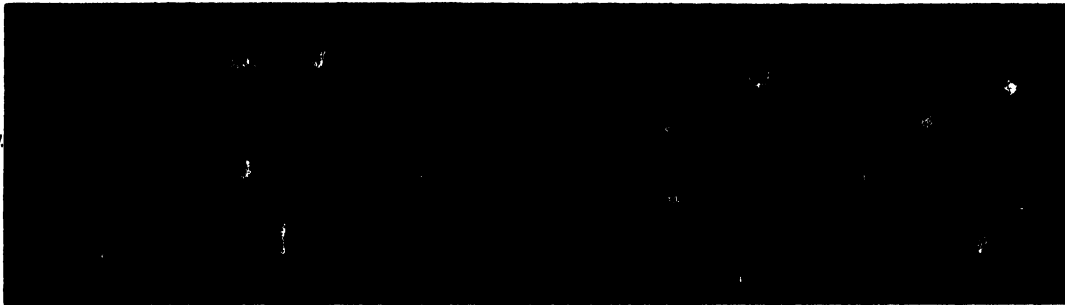
Fig. 4. Dieselben um 3 Uhr nachmittags.

Fig. 5. Dieselben um 5 Uhr nachmittags.

Fig. 6. Dieselben um 7 Uhr abends. — Die von den einzelnen Individuen zurückgelegten Bahnen sind gelb eingezeichnet.

Fig. a–f. Sechs auf einander folgende Stadien der Concrescenz. — Vergrösserung: 5 : 1.

α, β, γ drei Individuen.

xx_1 und yy_1 Orientierungslinien des Wandnetzes.

T. Garb. wski fecit. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a M.

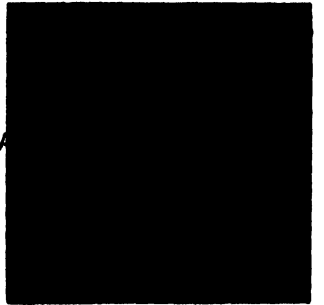
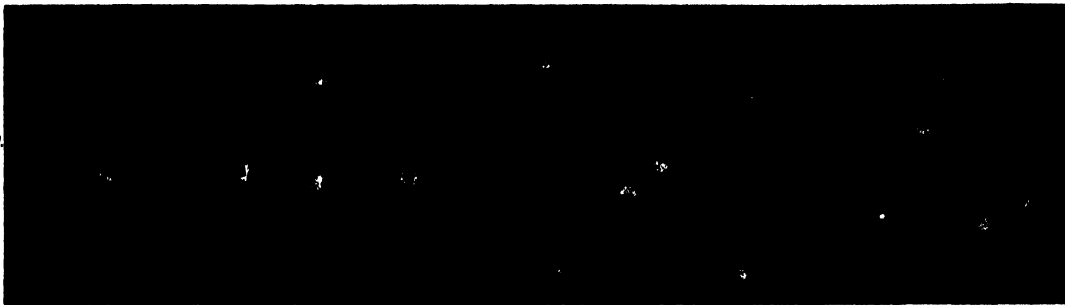
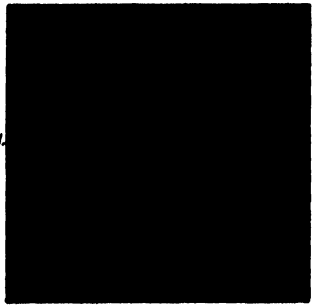
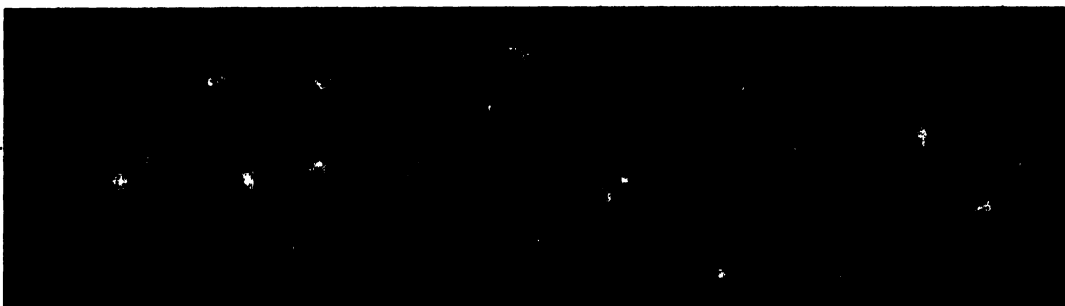
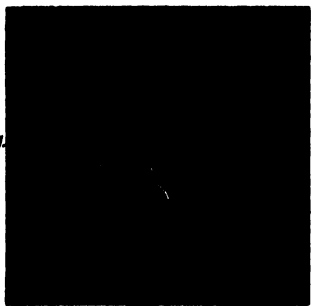
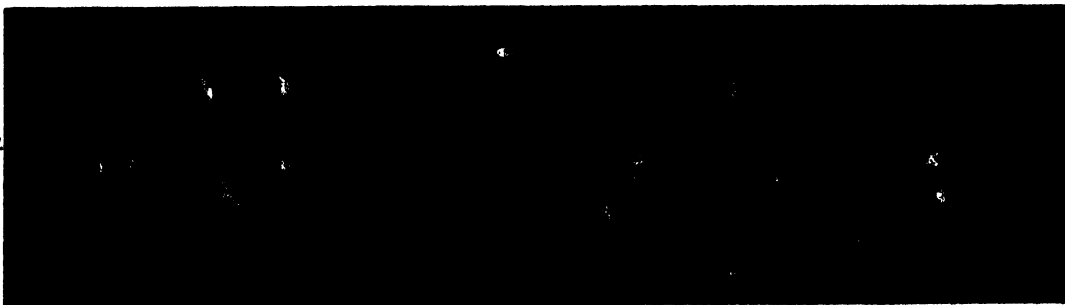
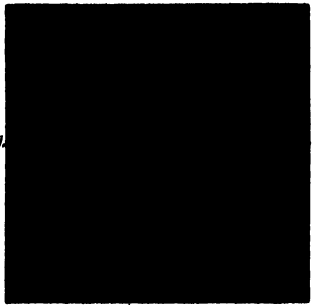
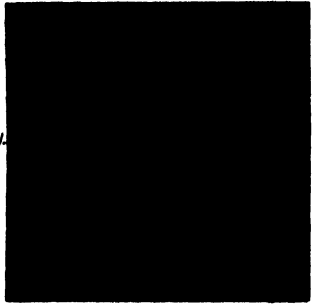
Verlag von Gustav Fischer in Jena

Tafel V.

Diagramme zu der Gastraealehre.

Amphioxus.

Tafel V.

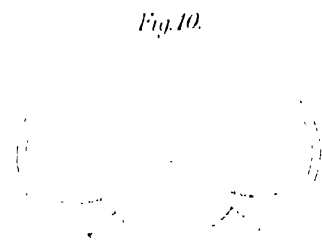
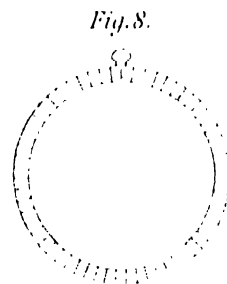
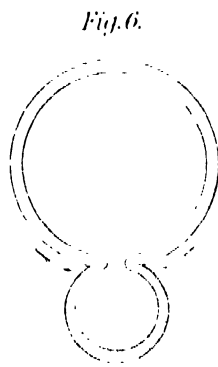
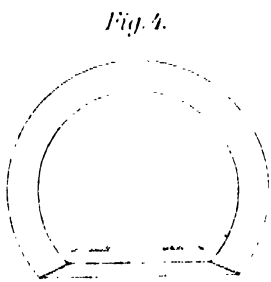
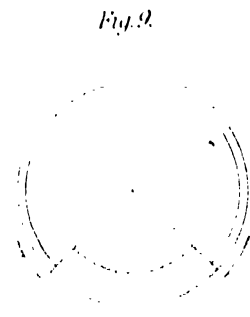
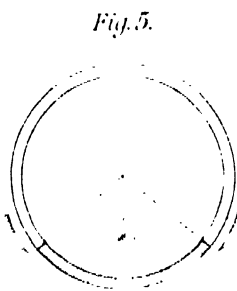
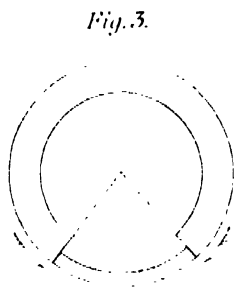
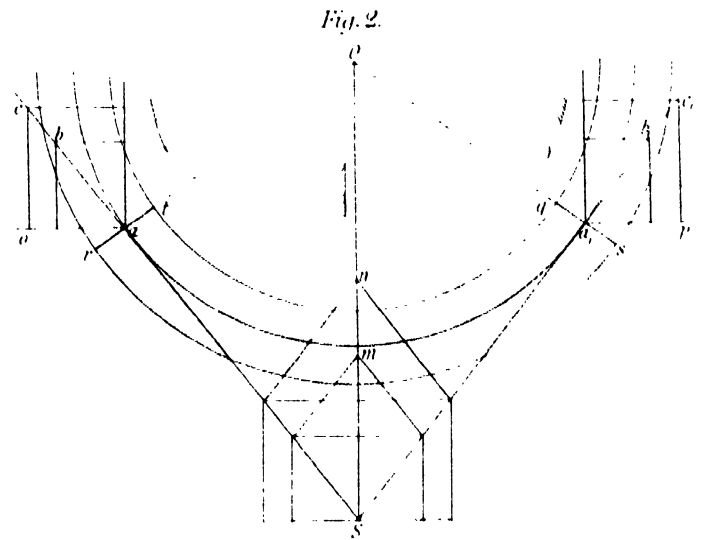
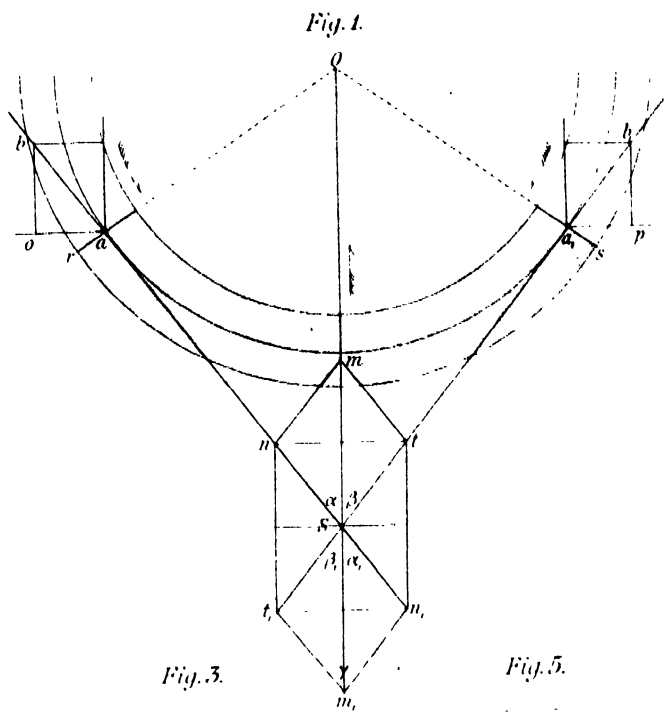
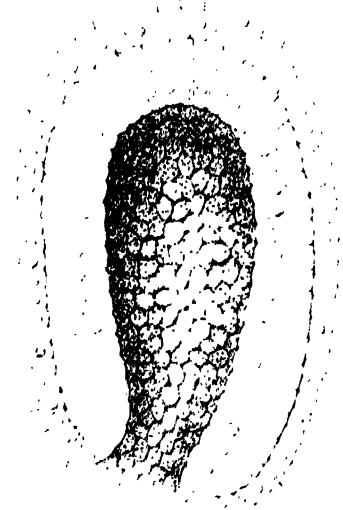
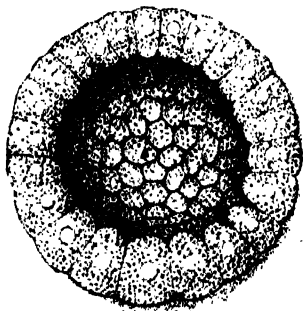
Diagramme zu der Gastraealehre.

Fig. 1—2. Kräfteparallelogramme bei dem Gastrulationsprozesse. (Blastaea.)
Fig. 3-10. Diagramme der Druckwirkung bei der Keimblätterbildung. (Blastaea.)

Amphioxus lanceolatus Yarrel.

Fig. 11. Fertiges Blastulastadium. Pikrinschwefelsäure. Alaunkarmin.
Fig. 12. Späteres Depulastadium.
Fig. 13. Spätes Gastrulastadium.
Fig. 11—13. Optische mit wirklichen Querschnitten kombiniert.

Vergrösserung circa 330: 1.

Frankfurt a/M.

Tafel VI.

Embryologische Diagramme.

Tafel VI.

Diagramme.

Fig. 1. *Salinella salve* (Frenzel). Optischer Längsschnitt. Vergrösserung ca. 260 : 1.
Fig. 2. Blastosphaera-Stadium von *Sycandra raphanus* (F. E. Schulze).
Fig. 3. Amphiblastula-Stadium von *Syc. raphanus* (F. E. Schulze).
Fig. 4. Gastrula-Stadium von *Syc. raphanus* (F. E. Schulze).
Fig. 5. Knospenbildung bei *Rhatkea* (Chun).
Fig. 6. Gastrulationsphasen bei *Callianira bialata* (Mečnikoff). Links jüngeres, rechts älteres Stadium.
Fig. 7. Gastrula von *Callianira bialata* (Mečnikoff).
Fig. 8. Immigrationsprozess bei *Strongylocentrotus lividus* (Selenka).
Fig. 9. Späteres Entwickelungsstadium von *Rhopalura giardi* (Julin).
Fig. 10. Junges ♀ *Rhopalura giardi* (Julin).
Fig. 11. Topographisches Schema einer Dicyemide (E. van Beneden). Nach eigenem Präparat.
Fig. 12. Furchungsstadium von *Distomum tereticole* (Schauinsland).
Fig. 13. Ausschlüpfender Embryo von *Distomum tereticole* (Schauinsland).
Fig. 14. Ausschlüpfender Embryo von *Botriocephalus latus* (Schauinsland).
Fig. 15. Invaginationsvorgang bei *Sagitta* (O. Hertwig). Links früheres, rechts späteres Stadium.
Fig. 16. Pilidium von *Linceus lacteus* (Mečnikoff).
Fig. 17. Junge Larve von *Lineus obscurus* (Barrois und Hubrecht).
Fig. 18. Embryonale Hemitomie bei *Lumbricus trapezoides* (nach Balfour).
Fig. 19. Querschnitt durch ein älteres Stadium von *Lumbricus trapezoides* (nach Balfour).
Fig. 20. Gastrula-Stadium von *Chiton polii* (Kowalewsky).
Fig. 21. Junges Stadium von *Anodonta mutabilis* (Schierholz).
Fig. 22. Gastrula-Stadium von *Patella* (nach Korschelt und Heider).
Fig. 23. Chordula-Stadium von *Clavellina rissoana* (van Beneden und Julin).
Fig. 24. Junge Larve von *Clavellina rissoana* (van Beneden und Julin).
Fig. 25. Chordula-Stadium von *Distaplia magnilarva* (Dawidoff).
Fig. 26. Gastrula-Stadium der Hexapoden; links mit, rechts ohne die Embryonalhüllen. Nach eigenem Präparat.
Fig. 27. Junges Stadium von *Loligo vulgaris* (nach Korschelt und Heider). Etwas modifiziert.
Fig. 28–30. Gastrula-Stadien von einem Singvogel (Duval).
Fig. 31–34. Gastrulationsvorgang bei Säugetieren (van Beneden, Keibel, O. Hertwig).

Anmerkung. Bei sämtlichen Figuren bedeutet: schwarz — das Ektoderm, grau — das Entoderm, braun — das Mesoderm.

Alle Höhlen mit Ausnahme der Darmhöhle sind weiss ausgespart.

Die Zeichnungen sind zumeist als optische Schnitte gedacht.

Fig. 1.
Fig. 8.
Fig. 10.
Fig. 9.
Fig. 17.
Fig. 18.
Fig. 25.
Fig. 26.
Fig. 34.